

Universidade de Lisboa
Faculdade de Ciências
Departamento de Biologia Animal



**PADRÕES DE DIVERSIDADE TAXONÓMICA E FUNCIONAL DE COMUNIDADES
HERBÁCEAS EM PASTAGENS MEDITERRÂNICAS**

Ana Júlia Soares Pereira

Dissertação
Mestrado em Ecologia e Gestão Ambiental

2014

Universidade de Lisboa
Faculdade de Ciências
Departamento de Biologia Animal



**PADRÕES DE DIVERSIDADE TAXONÓMICA E FUNCIONAL DE COMUNIDADES
HERBÁCEAS EM PASTAGENS MEDITERRÂNICAS**

Ana Júlia Soares Pereira

Dissertação
Mestrado em Ecologia e Gestão Ambiental

Orientadores:

Prof^a Doutora Otília Correia
Prof. Doutor Pedro Beja

2014

*Num atalho da montanha
sorrindo
uma violeta.*

Matsuo Bashô (séc. XVI)

RESUMO

As pastagens mediterrânicas são ecossistemas semi-naturais com uma elevada riqueza específica, cuja estrutura e composição da vegetação é mantida historicamente através da pressão por pastoreio. Apesar dos inúmeros trabalhos que analisam a diversidade biológica nestes ecossistemas, há uma lacuna importante no que respeita à análise dos padrões de diversidade taxonómica e funcional a diferentes escalas espaciais, nomeadamente da escala local para a escala regional - abordagem essencial para compreender os processos ecológicos que actuam sobre as comunidades, e os factores bióticos e abióticos que os afectam.

O objectivo deste trabalho foi estudar os padrões da diversidade taxonómica e funcional de comunidades herbáceas, num sistema de pastagens mediterrânicas através de uma abordagem recente que permite a análise da diversidade através das escalas - partição aditiva da diversidade. Mais concretamente, pretendeu-se: a) analisar a diversidade taxonómica e funcional nas suas componentes α e β em função da escala espacial utilizando uma amostragem hierárquica; b) testar se os padrões observados são diferentes do que seria de esperar num cenário aleatório. O trabalho desenvolveu-se na região de Castro Verde, caracterizada por vastas áreas de pastagens e cultivo de cereal, que surgiram após uma profunda transformação da paisagem durante o século XX.

Alguns dos padrões observados de diversidade taxonómica e funcional, são semelhantes aos de outras pastagens mediterrânicas, incluindo a elevada riqueza específica e a irregularidade na distribuição das espécies no espaço funcional. No entanto, outros resultados sugerem que nas pastagens de Castro Verde ocorre: a) uma baixa diversidade funcional à escala local; b) e uma baixa redundância funcional do *pool* regional de espécies, parecendo contrariar a ideia de que as pastagens mediterrânicas são ecossistemas resilientes à perturbação. Estes resultados sugerem que os processos ecológicos que estruturam as comunidades herbáceas estão a ser influenciados pela perturbação por pastoreio e/ou pela perturbação que historicamente ocorreu.

Palavras chave: pastagens mediterrânicas, padrões de diversidade, diversidade taxonómica, diversidade funcional, partição aditiva da diversidade

ABSTRACT

Mediterranean grasslands are semi-natural ecosystems characterized by high species richness, where vegetation structure and composition are historically maintained by livestock. Although the biological diversity of these ecosystems is well known, a thorough cross-scale analysis of taxonomic and functional diversity patterns is lacking. Yet, analysing patterns from local to regional scales is essential to properly infer the ecological processes that structure communities and the factors that affect them.

In this study, we intend to describe the patterns of taxonomic and functional diversity of herbaceous communities at different spatial scales in a Mediterranean grassland system, through additive diversity partitioning. In particular we: a) examined α e β taxonomical and functional diversity components in relation to spatial scale using a nested sampling design; b) tested if the observed patterns were different from those obtained under a null model. The study was carried out in southern Portugal (Castro Verde), where the landscape was deeply changed during XXth century, being currently dominated by a mosaic of pastures and cereal crops.

Some of the observed patterns of taxonomic and functional diversity were broadly similar to those of other Mediterranean grasslands: *e.g.* high species richness and an irregular distribution of species traits in the functional space. However, some results suggest that in the grassland system of Castro Verde there is a) a low functional diversity at local scale; b) and a low functional redundancy of the regional species pool. These observations seem to contradict the idea that Mediterranean grassland ecosystems are resilient to disturbance. In fact, these results suggest that the ecological processes structuring communities are being influenced by livestock disturbance and/or disturbance history.

Keywords: Mediterranean grasslands, diversity patterns, taxonomic diversity, functional diversity, additive diversity partitioning

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Pedro Beja, pela proposta de orientação e tema do trabalho de tese, pela sua disponibilidade, ajuda na análise e discussão dos resultados, cuidadosa revisão do trabalho escrito, e pela forma didáctica e científica como orientou.

À minha orientadora Otilia Correia, por mais uma vez ter aceite orientar-me, passado já algum tempo desde o trabalho final de licenciatura. Agradeço a sua disponibilidade, cuidadosa revisão do trabalho escrito, e pela forma tranquila e atenta como orientou. Agradeço também todo o apoio ao longo destes anos.

Ao Miguel Porto, que acabou por ser, embora não oficialmente, o meu terceiro orientador. Agradeço a imprescindível ajuda na análise dos dados e elaboração dos gráficos em R, bem como na discussão intensa sobre os resultados e diferentes temas abordados no trabalho, e revisão do trabalho escrito.

Ao Miguel Bugalho pelos comentários e correcções ao longo das diferentes versões do trabalho, e por me ter feito chegar às mãos o artigo mais recente de partição de diversidade.

À LPN, no nome de Rita Alcazar, pelas facilidades de alojamento em Vale Gonçalinho em Castro Verde, e pela permissão para a realização do trabalho de campo nas herdades da Liga.

Aos meus antigos colegas da Erena, em particular Joana Santana e Luís Reino.

À minha amiga e colega botânica Ana Francisco, pelo apoio, amizade e dias partilhados de escrita.

Aos meus amigos de sintra, da botânica, da coitadinha, das subidas a todas as montanhas, todos os muros por saltar, todas as pocinhas da aguda e corolas por abrir.

Aos meus pais, irmãos, e sobrinhos pequeninos.

À minha irmãzinha Ângela.

ao miguel, que faz nascer flores nos pés.

Índice

1	INTRODUÇÃO.....	11
1.1	A diversidade biológica - um conceito mensurável com múltiplas facetas	11
1.1.1	A diversidade taxonómica - para além do número de espécies.....	11
1.1.2	A diversidade funcional - medir a diversidade de características funcionais dos ecossistemas	12
1.1.3	A relação entre a diversidade funcional e taxonómica	12
1.2	Os processos ecológicos na determinação dos padrões de diversidade	14
1.3	A variação dos padrões de diversidade através da escala espacial	15
1.4	Os efeitos da perturbação nos padrões de diversidade	17
1.4.1	Efeitos na diversidade taxonómica	17
1.4.2	Efeitos na diversidade funcional.....	17
1.5	A perturbação por pastoreio - factor modelador da diversidade no contexto das pastagens mediterrânicas 18	
1.6	Objectivos	21
2	MÉTODOS	23
2.1	Área de estudo.....	23
2.2	Amostragem da vegetação	25
2.3	Identificação das espécies.....	27
2.4	Características funcionais das espécies	27
2.5	Análise e tratamento dos dados	30
2.5.1	Cálculo de índices de diversidade taxonómica (α , θ)	30
2.5.2	Cálculo dos índices de diversidade funcional	31
2.5.3	Análise da partição da diversidade.....	34
2.5.3.1	Partição aditiva da diversidade taxonómica	34
2.5.3.2	Partição aditiva da diversidade funcional	34
2.5.3.3	Comparação da partição aditiva das espécies comuns e raras.....	36
2.6	Modelos nulos.....	36
3	RESULTADOS.....	39
3.1	Padrões de diversidade taxonómica (α , θ)	39
3.1.1	Diversidade florística	39
3.1.2	Padrões gerais de diversidade α	40
3.1.3	Padrões gerais de diversidade θ	41
3.1.4	Índices de diversidade específica (α, θ) e relação com a riqueza específica	44

3.2	Padrões de diversidade funcional	46
3.2.1	Padrões gerais	46
3.2.2	Índices de diversidade funcional e relação com a riqueza específica	49
3.2.3	Resultados observados de diversidade funcional versus comunidades aleatórias.....	51
3.3	Partição aditiva da diversidade	53
3.3.1	Partição da diversidade taxonómica	53
3.3.2	Padrões observados versus padrões gerados por modelos nulos	54
3.3.3	Contribuição das espécies comuns e raras para a diversidade taxonómica	55
3.3.4	Partição da diversidade da diversidade funcional	57
3.3.5	Padrões observados versus padrões gerados por modelos nulos	58
3.3.6	Comparação entre a partição da diversidade taxonómica e diversidade funcional	59
4	DISCUSSÃO	61
4.1	Resumo geral dos padrões obtidos e limitações à interpretação dos resultados	61
4.2	Baixa diversidade funcional à escala local	62
4.3	Baixa redundância funcional do <i>pool</i> regional de espécies.....	63
4.4	Estruturação da heterogeneidade taxonómica e funcional à escala local	64
4.5	Contribuição diferencial das espécies comuns e raras para a heterogeneidade à escala local	64
4.6	Conclusões gerais e questões a desenvolver	65
4.7	Contributos para a gestão e conservação das pastagens mediterrânicas.....	66
5	BIBLIOGRAFIA	67
6	ANEXOS	75
6.1	ANEXO I - Lista de <i>taxa</i> , características e atributos funcionais	77
6.2	ANEXO II - Gráficos suplementares	83

1 INTRODUÇÃO

1.1 A diversidade biológica - um conceito mensurável com múltiplas facetas

A diversidade biológica ou biodiversidade é definida como a diversidade da vida na terra em todos os seus níveis biológicos, bem como os processos ecológicos e evolutivos a ela associados, abrangendo desde a diversidade de genes até à diversidade de ecossistemas (Gaston KJ, *in* Magurran 2004). Trata-se por isso de um conceito complexo e com múltiplas facetas, mensuráveis a diferentes escalas no espaço e no tempo, e com unidades tão diferentes como espécies, características funcionais ou unidades evolutivas (Pavoine & Bonsall 2011). Consequentemente medir ou estimar a biodiversidade “tropeça” desde logo na questão da multidimensionalidade do conceito e na impossibilidade de reduzi-lo a um único número (Purvis & Hector 2000).

A quantificação da diversidade biológica centrou-se quase exclusivamente até meados dos anos 90, na medição da diversidade taxonómica¹ (ou diversidade específica), tendo sido desenvolvidos inúmeros índices e métricas para estimar diferentes aspectos desta faceta da diversidade (Magurran 2004). No entanto, a diversidade taxonómica representa apenas um nível da organização biológica, podendo não reflectir a diversidade que se expressa noutras facetas como a diversidade funcional ou filogenética (Forest *et al.* 2007). Em particular, ao assumir implicitamente que todas as espécies são igualmente diferentes, ignorando relações de proximidade ou de diferença, que só são expressas numa base filogenética ou funcional, pode resultar numa sobre- ou sub-estimação da diversidade, criando artefactos de análise e interpretação (Dornelas 2010). Mais recentemente tem-se optado por uma abordagem multifacetada e que incorpora diferentes facetas da diversidade (*e.g.* taxonómica, funcional e filogenética), sendo analisados os padrões das diferentes facetas, de forma a compreender os processos ecológicos e evolutivos que actuam sobre as comunidades (Pavoine & Bonsall 2011).

1.1.1 A diversidade taxonómica - para além do número de espécies

A diversidade taxonómica é a faceta da diversidade que é mais usual medir, sendo geralmente expressa através da riqueza específica ou número de espécies. A “espécie”, independentemente da dificuldade em definir o limite do seu conceito biológico, é a unidade em geral mais fácil de quantificar e cujos dados são mais facilmente interpretáveis (Magurran 2004; Chiarucci *et al.* 2011). Contudo, a riqueza, é apenas uma das medidas da diversidade taxonómica, sendo importante estimar a equitabilidade ou regularidade dessa mesma riqueza, através da ponderação das abundâncias ou frequências. Estas medidas reflectem os padrões de dominância de umas espécies sobre as outras, os quais têm em geral um elevado significado

¹ No presente trabalho optou-se pela utilização do termo diversidade taxonómica em substituição de diversidade específica, tal como em de Bello *et al.* (2010) e trabalhos subsequentes de diversos autores.

biológico na compreensão dos processos que estão a ocorrer (Magurran 2004; Tuomisto 2010). A necessidade de incorporar informação sobre ambas as dimensões (riqueza e equitabilidade) conduziu ao desenvolvimento de inúmeros índices e métricas (*e.g.* Shannon-Weiner, Simpson, Pielou). Cada um enfatiza diferentes aspectos dessa diversidade, o que limita em grande medida a comparação de diferentes estudos - por exemplo, índices como o de Shannon-Weiner e Pielou são sensíveis às espécies raras, enquanto que o índice de Simpson é mais sensível às espécies mais comuns. A escolha do índice deve centrar-se tanto no objectivo do estudo, bem como nas limitações dos dados recolhidos, incluindo por exemplo, limitações na estimativa da riqueza específica, ou dificuldades na obtenção de dados de abundâncias (Magurran 2004).

1.1.2 A diversidade funcional - medir a diversidade de características funcionais dos ecossistemas

A diversidade funcional corresponde ao valor e amplitude das características funcionais presentes num ecossistema ou numa comunidade (Tilman *et al.* 2001), e o seu estudo teve um desenvolvimento exponencial após os primeiros trabalhos publicados por Tilman *et al.* (1997,2001). Esse desenvolvimento teve como alavanca o suporte teórico e empírico de que a diminuição da diversidade biológica afecta o funcionamento dos ecossistemas, e que os efeitos dessa diminuição estão relacionados com a perda de diversidade funcional (Hector *et al.*, 1999; Díaz & Cabido 2001; Flynn *et al.* 2009; Cadotte *et al.* 2011; Isbell *et al.* 2011). Trabalhos recentes mostram, por exemplo, que a diversidade funcional afecta a taxa de decomposição em comunidades vegetais (Scherer-Lorenzen 2008) ou a sua produtividade (Tilman *et al.* 2012).

À semelhança da diversidade taxonómica, existem índices relativamente simples para quantificar a diversidade funcional (*e.g.* riqueza de grupos funcionais ou características funcionais). Contudo, esta faceta da diversidade pode também ser expressa através de medidas que quantificam diferentes aspectos dessa diversidade (*e.g.* equitabilidade, divergência funcional), e que são calculadas através de índices mais ou menos complexos, associados à análise da distribuição das características funcionais numa comunidade ou à magnitude da semelhanças ou diferenças entre espécies nessa comunidade (Cadotte 2011). De uma forma simplificada, todas essas medidas pretendem descrever a forma como o "espaço funcional" está preenchido numa dada comunidade, isto é, construindo um espaço multidimensional cujos eixos são características funcionais (*e.g.* tipo biológico de Raunkiaer, área foliar específica) e os pontos são espécies, e quantificando diferentes propriedades da nuvem de pontos que as espécies de uma dada comunidade formam.

1.1.3 A relação entre a diversidade funcional e taxonómica

A relação entre a diversidade funcional e a diversidade taxonómica, nomeadamente a riqueza específica, traduz a magnitude da relação entre a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas (Hector *et al.*,

1999; Mokany *et al.* 2008; Flynn *et al.* 2009; Cadotte 2011). Essa relação pode ser expressa através de uma função linear, ou seja um aumento da riqueza específica pode traduzir-se num aumento da diversidade funcional da comunidade, mas também pode ser expressa através de uma função não linear convergindo num patamar ou simplesmente serem variáveis independentes, i.e., a diversidade taxonómica ser independente da diversidade funcional. Na primeira situação, diz-se que a comunidade apresenta baixa redundância funcional, ou seja a perda de espécies afecta negativamente o funcionamento do ecossistema. Nas duas últimas situações, diz-se que a comunidade apresenta elevada redundância funcional, ou seja a comunidade apresenta um conjunto de espécies que contribuem de forma semelhante para uma dada função ecológica. Em caso de perda de algumas espécies, as outras, com respostas funcionais diferentes, asseguram as funções do ecossistema.

A redundância funcional das comunidades confere resiliência² aos ecossistemas, em situações de perda local de espécies (*e.g.* perturbação), sendo essa perda compensada pela presença de espécies funcionalmente semelhantes, i.e. com características funcionais semelhantes, mas com respostas funcionais diferentes (Flynn *et al.* 2009; Pillar *et al.* 2013). Comunidades como uma elevada riqueza específica e baixa diversidade funcional apresentam geralmente uma elevada redundância funcional. Nestas comunidades um decréscimo da riqueza específica não é acompanhado, pelo menos até um determinado nível, de um decréscimo na diversidade funcional. Pelo contrário em comunidades com espécies com combinações únicas de características funcionais apresentam uma baixa redundância funcional, sendo mais vulneráveis à perda de diversidade funcional e consequentemente à perturbação das funções do ecossistema (Flynn *et al.* 2009; Cadotte 2011). No entanto, a resiliência dos ecossistemas depende também da diversidade de respostas das espécies (*response diversity*), ou seja, a forma como espécies funcionalmente semelhantes respondem à perturbação (Laliberté *et al.* 2010; Pillar *et al.* 2013).

² Resiliência, i.e., a capacidade que uma comunidade tem de recuperar os efeitos que tinha sobre as funções do ecossistema, previamente às alterações provocadas por uma perturbação (Pillar *et al.* 2013).

1.2 Os processos ecológicos na determinação dos padrões de diversidade

A diversidade biológica é fortemente condicionada por processos ecológicos que actuam como filtros sobre o *pool* global de espécies a diferentes escalas espaciais e temporais, conduzindo à formação de determinados tipos de padrões³ (Götzenberger *et al.* 2011; Sokol *et al.* 2011; Münkemüller *et al.* 2011). Estes filtros ou *assembly rules* actuam de forma selectiva sobre o *pool* de espécies, constituindo-se como factores determinantes na estrutura e composição das comunidades (Münkemüller *et al.* 2011; Pavoine & Bonsall 2011). Processos que ocorrem à escala global interferem na composição das comunidades à escala regional e local, e processos que ocorrem à escala regional afectam as comunidades à escala local (Figura 1). As espécies que ocorrem numa área em particular estão portanto, dependentes da actuação conjunta de vários processos a diferentes escalas.



Figura 1 - Processos que actuam como filtros ou *assembly rules* sobre o *pool* de espécies e respectiva escala de maior influência. Os processos filogeográficos, como a especiação, extinção e migração, actuam sobre o *pool* global de espécies. Os processos ecológicos actuam da escala regional para a escala local e correspondem a interacções bióticas e abióticas (adaptado de Götzenberger *et al.* (2011)).

Os processos ecológicos correspondem a interacções bióticas e abióticas que impõem restrições nos padrões de diversidade (Götzenberger *et al.* 2011). Por exemplo, a actuação de processos como *environmental filtering* (e.g. herbivoria, disponibilidade hídrica) limitam a ocorrência de espécies que não

³ "A pattern is a statement about the relationship between several observations of nature suggesting a particular configuration of the properties of the system under examination. It is not free of biases. Our perception of species-richness patterns is reflected in how we depict these graphically and statistically: pattern, like beauty, is to some extent in the eye of the beholder" (Rahbek 2005).

estejam adaptadas a determinadas pressões ambientais, ou seja, que não apresentam as características funcionais que lhes permitem habitar sob o efeito dessa pressão. Contrariamente, processos como *limiting similarity*, que correspondem a interações bióticas que ocorrem em geral a uma escala muito local (e.g. competição, alelopatia, facilitação), promovem a coexistência de espécies com estratégias ecológicas diferentes e que exploram nichos distintos (Cornwell *et al.* 2006; Wilson *et al.* 2007; de Bello *et al.* 2012), uma vez que essa segregação diminui a competição interespecífica (e.g. pelo mesmo(s) recurso(s)).

Embora a actuação dos processos ocorra simultaneamente sobre as comunidades, os seus efeitos reflectem-se de forma diferente nos padrões gerados, nomeadamente nos padrões de diversidade funcional (Cornwell *et al.* 2006; Schamp *et al.* 2008) mas também de diversidade taxonómica e filogenética (Münkemüller *et al.* 2011). Em concreto, os processos de *environmental filtering* reduzem a diversidade de características funcionais ou a amplitude dos seus atributos, conduzindo à convergência funcional. A competição e outros processos de *limiting similarity* aumentam a diversidade de características funcionais ou a amplitude dos seus atributos, conduzindo à divergência funcional das comunidades (Schamp *et al.* 2008; Mouchet *et al.* 2010). Contudo, a actuação conjunta de vários processos e a diferentes escalas, pode gerar padrões complexos e difíceis de interpretar (Münkemüller *et al.* 2011; Weiher *et al.* 2011; Pavoine & Bonsall 2011), tornando-se mais complexa a inferência dos processos que possam estar a actuar, sendo por isso essencial cruzar informação sobre os padrões de diversidade de diferentes facetas e a diferentes escalas, de forma a tornar mais robusta a inferência dos processos ecológicos a partir da análise e interpretação desses padrões (Pavoine & Bonsall 2011).

1.3 A variação dos padrões de diversidade através da escala espacial

As comunidades são modeladas por processos ecológicos que ocorrem a diferentes escalas no espaço e no tempo (Levin 1992; Gering & Crist 2002), e os padrões de diversidade emergentes e que reflectem a actuação desses processos também se expressam a diferentes escalas (Crawley & Harral 2001). Desta forma, é expectável uma dependência da variação das componentes⁴ de diversidade α e β em relação à escala, bem como a contribuição de cada componente para a diversidade total (γ) de uma região ou paisagem (Loreau 2000). Gering & Crist (2002) mostraram empiricamente a existência de uma dependência das componentes α e β em relação à escala e verificaram que essa dependência era irregular, ou seja a contribuição da diversidade α em relação à diversidade β e vice-versa variava através das escalas (Figura 2). Segundo os autores, essa variação será devida à alteração dos processos ecológicos dominantes, à medida que se avança da escala local para o nível da paisagem. Por exemplo, será que a contribuição da

⁴ A diversidade total de um *pool* regional de espécies, denominada diversidade gama (γ), pode ser particionada nas suas componentes α e β , sendo $\gamma=\alpha+\beta$ (Crist *et al.* 2003); a diversidade α corresponde à diversidade numa comunidade, num habitat ou numa unidade de espaço; a diversidade β corresponde às diferenças na composição específica entre comunidades, habitats ou unidades de espaço (Magurran 2004).

diversidade α é menor a pequenas escalas, devido à actuação de processos como a competição que podem diminuir a riqueza específica? E a contribuição da diversidade β será maior a escalas maiores de observação, devido a uma maior heterogeneidade a essa mesma escala?

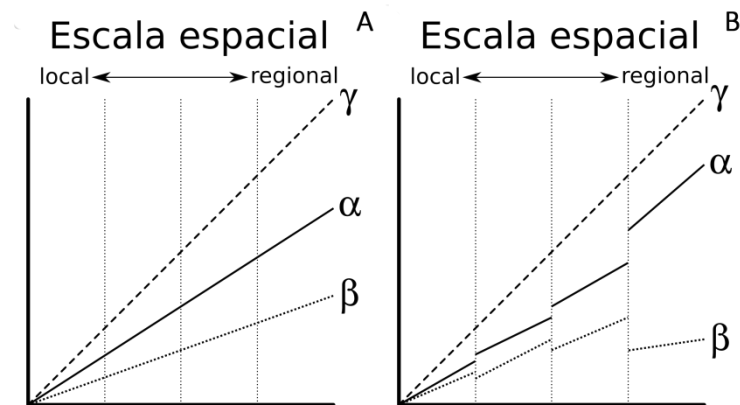


Figura 2 - Representação esquemática da relação entre a diversidade regional ou da paisagem (γ) e as suas componentes α e β através da escala espacial ($\gamma=\alpha+\beta$); A) a contribuição das componentes de diversidade α e β é constante da escala local para a escala regional; B) a contribuição das componentes α e β é irregular através das escalas (adaptado de Gering & Crist (2002)).

Devido à dependência dos padrões de diversidade em relação à escala de observação, o tamanho da unidade de amostragem e a extensão da área de amostragem condicionam a percepção e a compreensão desses mesmos padrões, bem como dos processos ecológicos que possam estar a actuar (Huston 1999; Scheiner *et al.* 2011; Chiarucci *et al.* 2011). Por exemplo, processos ecológicos que ocorrem ao nível da interacção entre indivíduos, como a competição, produzem padrões que se expressam a uma escala pequena (na ordem dos centímetros). Assim, se a escala de observação não for a adequada, padrões que por exemplo reflectem a actuação da competição, podem diluir-se a uma maior escala de observação devido à agregação da heterogeneidade que se observa a pequena escala (Huston 1999). Levin (1992) realça que não é possível definir uma escala correcta de observação das comunidades, dado que estas não correspondem a unidades integradoras e que respondem como um todo, mas antes a conjuntos de organismos e espécies que respondem individualmente à variação espacial e temporal - uma comunidade ou um ecossistema são por isso divisões arbitrárias de agrupamentos contínuos de espécies (Levin 1992). Dada esta natureza contínua da variação da diversidade biológica, é por isso essencial uma abordagem mais integradora e realista, que detecte e descreva os padrões de diversidade a múltiplas escalas, bem como os processos que os determinam (Loreau 2000; Gering & Crist 2002; Pavoine & Bonsall 2011).

1.4 Os efeitos da perturbação nos padrões de diversidade

Os ecossistemas podem ser alterados por perturbações⁵, naturais e não naturais, que actuam com diferente intensidade, frequência e extensão, afectando os diferentes níveis de organização biológica (White & Jentsch 2001). A perturbação é um dos principais factores que influenciam os padrões de diversidade (Cadotte 2007; Haddad *et al.* 2008), actuando como um filtro sobre as comunidades e conduzindo à exclusão selectiva de espécies (Dinnage 2009; Pakeman *et al.* 2011; Laliberté *et al.* 2013). Contudo, os efeitos sobre os padrões de diversidade dependem por um lado do tipo e intensidade de perturbação, e por outro da faceta e componente da diversidade em análise (Dornelas 2010).

1.4.1 Efeitos na diversidade taxonómica

De acordo com a “teoria da perturbação intermédia”, a riqueza de espécies à escala local (diversidade α) atinge um pico máximo quando a intensidade e frequência dessa perturbação estão num nível intermédio (Dornelas 2010). No entanto, diversos trabalhos mostram que a clássica curva em forma de campânula nem sempre se observa (Proulx & Mazumder 1998; Mackey & Currie 2000; Kondoh 2001). Por exemplo Proulx & Mazumder (1998) mostra que a relação entre a riqueza específica e a perturbação por pastoreio é uma relação linear, tanto positiva como negativa, dependendo da produtividade do ecossistema. Igualmente Mackey & Currie (2001) demonstraram que em geral essa relação não é unimodal, e que em muitos casos nem sequer é significativa, sendo mais forte a relação entre a perturbação e a equitabilidade. No que respeita à diversidade β , os efeitos da perturbação estão também muito dependentes das suas características. Por exemplo, uma perturbação pontual e intensa aumenta a heterogeneidade espacial no que respeita às condições ambientais, que irá resultar num aumento de diversidade β . Uma perturbação muito extensa em área mas de pouca intensidade pode ter um efeito semelhante, potenciado pelas diferentes respostas das espécies ao longo de gradientes ambientais (*e.g.* topografia) (White & Jentsch 2001).

1.4.2 Efeitos na diversidade funcional

A perturbação conduz a alterações na diversidade funcional que em determinadas condições se traduz na sua diminuição, com consequente perda de funções das comunidades (Mayfield *et al.* 2010) e que resulta na perda de resiliência dos ecossistemas devido à homogeneização funcional (Laliberté *et al.* 2010). Os efeitos da perturbação reflectem-se nas medidas de diversidade funcional em resultado de alterações na distribuição e abundância das características funcionais das comunidades (Flynn *et al.* 2009; Laliberté *et al.* 2012). Tal como com a diversidade taxonómica, a dimensão dessa alteração varia em função da intensidade

⁵ Perturbação: um evento relativamente discreto no tempo que afecta o funcionamento do ecossistema (processos e funções), a estrutura da comunidade ou a estrutura populacional, modificando os recursos, a disponibilidade de substrato ou outras variáveis ambientais (White & Jentsch 2001).

da perturbação (Mouillot *et al.* 2013). Por exemplo, em condições de intensidade média de perturbação foi observado um aumento da riqueza funcional, tal como previsto pela teoria da perturbação intermédia (Sasaki *et al.* 2009a; Biswas & Mallik 2010). No entanto, em condições de maior intensidade de uso do solo (*e.g.* pastoreio, desmatção) a riqueza funcional diminuiu (Flynn *et al.* 2009; Laliberté *et al.* 2010; Mayfield *et al.* 2010; Laliberté *et al.* 2013), bem como a dispersão das características funcionais em cada grupo (Laliberté *et al.* 2010). Em condições de maior intensidade, a perturbação pode alterar a relação entre a diversidade taxonómica e a diversidade funcional, podendo conduzir à perda de redundância funcional⁶ (Flynn *et al.* 2009; Biswas & Mallik 2010; Laliberté & Legendre 2010; Mayfield *et al.* 2010). Flynn *et al.* (2009) observaram, que em comunidades com baixa diversidade funcional e sujeitas a um aumento da intensidade do uso do solo (*e.g.* actividade agrícola e pastoreio), a redundância funcional decrescia linearmente em função da riqueza específica. Por outro lado, verificaram que em comunidades com elevada redundância funcional, espécies com características funcionais únicas desapareciam mais rapidamente que espécies funcionalmente semelhantes. Adicionalmente Sasaki *et al.* (2009b) observaram que a relação entre a riqueza de espécies e a diversidade funcional ao longo de um gradiente de intensidade de pastoreio é representada por uma função sigmoideal (com duas fases), e que abaixo de um limiar de riqueza específica há uma perda abrupta da diversidade funcional. Também Laliberté *et al.* (2010) observaram que o aumento da intensidade de uso de solo em comunidades em diferentes contextos biogeográficos conduz não só à redução do número de espécies associado a cada grupo funcional, como da diversidade de respostas funcionais, medidas através da dispersão funcional em cada grupo (*response diversity*). Ou seja, uma maior intensidade da perturbação reduz não só a redundância funcional, como a diversidade de respostas na comunidade (Flynn *et al.* 2009), conduzindo à convergência funcional (Pakeman *et al.* 2011).

1.5 A perturbação por pastoreio - factor modelador da diversidade no contexto das pastagens mediterrânicas

O pastoreio é um factor de perturbação que conduz à alteração dos processos ecológicos e da diversidade biológica dos ecossistemas (Huntly 1991; Adler *et al.* 2001; Bugalho *et al.* 2011). A herbivoria, o pisoteio da vegetação, bem como a compactação e a alteração da mineralização do solo, devido à deposição de excrementos, modificam os processos de competição e/ou facilitação entre as plantas, bem como as condições ambientais à escala local, o que conduz a alterações na estrutura e na composição específica das comunidades vegetais (Putman *et al.* 1991; Olff & Ritchie 1998; Adler *et al.* 2001). Por outro lado, o pastoreio aumenta a heterogeneidade espacial (Bakker *et al.* 1983; Adler *et al.* 2001; Asner *et al.* 2004) afectando a relação das componentes da diversidade - α , β e γ (de Bello *et al.* 2007; Golodets *et al.* 2011).

⁶ Redundância funcional - quando numa mesma comunidade coexistem espécies que contribuem de forma semelhante para uma dada função (Laliberté *et al.* 2010).

Contudo, os efeitos do pastoreio variam com o contexto climático, nomeadamente precipitação e fertilidade do solo (Noor Alhamad 2006; de Bello *et al.* 2007), bem como com a estrutura espacial da vegetação (Bakker *et al.* 1983; de Bello *et al.* 2007) e história evolutiva das comunidades (Noy-Meir *et al.* 1989).

No contexto da paisagem mediterrânica⁷, as pastagens pastoreadas por gado doméstico (ovelhas, cabras, vacas) representam uma componente considerável do mosaico paisagístico, e o pastoreio é considerado um factor determinante na modelação dos padrões de diversidade destes ecossistemas (Carmel & Kadmon 1999; Bugalho *et al.* 2011). As pastagens mediterrânicas constituem ecossistemas semi-naturais cuja estrutura e composição da vegetação é mantida historicamente através da pressão por pastoreio (Sternberg *et al.* 2000; Osem *et al.* 2002; Aboling *et al.* 2008), sendo consideradas comunidades resilientes a esta perturbação devido à longa ocupação humana (Perevolotsky & Seligman 1998; Lavorel *et al.* 1999; Sternberg *et al.* 2000). Tipicamente são dominadas por comunidades de plantas herbáceas anuais e perenes, com características associadas ao macroclima mediterrânico (*e.g.* dormência estival) (Peco, Espigares & Levassor 1998).

São diversos os trabalhos que descrevem os efeitos do pastoreio em pastagens mediterrânicas e, em particular, os efeitos da intensidade do pastoreio na riqueza, composição e estrutura da vegetação (revisão bibliográfica em Peco *et al.* 2012). À semelhança do que se observa em outros ecossistemas, uma intensidade intermédia de pastoreio pode conduzir a um aumento da riqueza específica (Sternberg *et al.* 2000), no entanto esse padrão nem sempre se observa. Puerto *et al.* (1990) e Sternberg *et al.* (2000) analisaram a riqueza específica ao longo de um gradiente de intensidade de pastoreio e verificaram que a riqueza específica foi mais elevada quando as comunidades foram sujeitas a uma intensidade moderada de pastoreio, e os valores mais baixos foram observados na situação de maior intensidade de pastoreio. No entanto, Proulx & Mazumder (1998) e Osem *et al.* (2002) observaram que um aumento da riqueza específica ocorreu em locais com maior produtividade primária, mas em locais com baixa produtividade (limitação de água e nutrientes) a perturbação por pastoreio não afectou ou até reduziu a riqueza específica. De igual modo, Alrababah *et al.* (2007) verificaram que uma intensidade moderada de pastoreio não afectou a riqueza específica, mas alterou os parâmetros relativos à composição e à cobertura da vegetação. Adicionalmente, de Bello *et al.* (2007) observaram efeitos contrários ao longo de um gradiente climático (árido-húmido), em locais mais quentes e secos um aumento da intensidade de pastoreio foi acompanhado de um aumento da riqueza específica, contrariamente em locais temperaturas relativamente mais baixas e mais húmidas, conduziu a uma diminuição dessa riqueza.

⁷ Região Mediterrânica *sensu stricto* - Bacia do Mediterrâneo.

No que respeita à diversidade funcional, o pastoreio conduz a alterações na frequência e cobertura dos tipos biológicos dominantes e atributos de outras características funcionais, como a forma de crescimento e altura (Lavorel *et al.* 1999). Em particular o pastoreio tende a excluir as plantas altas, gramíneas e outras, e a favorecer pequenas herbáceas anuais, com crescimento prostrado ou em roseta basal, bem como plantas com reduzida área foliar específica, e sementes de baixo peso seco (Lavorel *et al.* 1999; Sternberg *et al.* 2000; Peco *et al.* 2005; Aboling *et al.* 2008). Laliberté *et al.* (2013) salienta que o aumento da intensidade de perturbação por pastoreio aumenta a intensidade do processo de *environmental filtering*, excluindo da comunidade espécies com características funcionais específicas como, elevada estatura, folhas de espessura fina e com elevado conteúdo em azoto.

Embora os efeitos do pastoreio estejam relativamente bem estudados, tanto no contexto da paisagem mediterrânica como em outros ecossistemas, mais recentemente surgiu a preocupação de analisar esses efeitos a diferentes escalas, dada a dependência que podem ter em relação à escala espacial em análise (Augustine & Frank 2001). Golodets *et al.* (2011) salienta que à escala local o pastoreio pode alterar as relações de competição entre as espécies, mas à escala da paisagem pode acentuar a heterogeneidade natural da vegetação ou dos nutrientes do solo. De Bello *et al.* (2007) verificaram que à escala local um aumento da intensidade de pastoreio conduziu à diminuição da riqueza específica, devido ao aumento de cobertura de solo nu, mas a escalas maiores de observação tal não foi observado. Por outro lado Laliberté *et al.* (2013) num estudo experimental em que manipularam a intensidade do pastoreio utilizando uma amostragem hierárquica, concluíram que processos ecológicos distintos actuaram a diferentes escalas. À escala local uma maior intensidade de pastoreio conduziu a uma maior divergência funcional, resultado da actuação de um processo de *limiting similarity*. No entanto a uma escala maior de observação, os autores verificaram uma convergência funcional, resultado da actuação de um processo de *environmental filtering* que excluiu da comunidade espécies com determinadas características funcionais.

1.6 Objectivos

Apesar dos inúmeros trabalhos que descrevem e analisam a diversidade biológica em pastagens mediterrânicas, nomeadamente trabalhos experimentais que estudaram os efeitos da intensidade de pastoreio, há uma lacuna importante no que respeita à análise dos padrões de diversidade taxonómica e funcional a diferentes escalas espaciais, nomeadamente da escala local para a escala regional ou da paisagem - abordagem essencial para compreender os processos ecológicos que possam estar a actuar sobre as comunidades, e os factores bióticos e abióticos que os afectam (Ravolainen *et al.* 2010; Golodets *et al.* 2011; Laliberté *et al.* 2013).

O objectivo deste trabalho foi estudar os padrões da diversidade taxonómica e funcional de comunidades herbáceas a diferentes escalas espaciais, num ecossistema regularmente perturbado por pastoreio, através de uma abordagem recente que permite a análise da diversidade a diferentes escalas - partição hierárquica da diversidade (Crist *et al.* 2003). Mais concretamente pretendeu-se analisar os seguintes aspectos:

- a)** Analisar a diversidade taxonómica α e β e a sua contribuição para a diversidade regional (γ) em função da escala espacial.
- b)** Analisar a diversidade funcional α e β e sua contribuição para a diversidade regional (γ) em função da escala espacial.
- c)** Testar se os padrões observados são diferentes de padrões gerados aleatoriamente através de modelos nulos.

Este trabalho desenvolveu-se na região de Castro de Verde, caracterizada por vastas áreas de pastagens e cultivo de cereal, que surgiram após uma grande transformação da paisagem durante o século XX.

2 MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O trabalho foi desenvolvido no Sul de Portugal ($37^{\circ} 42'N$ $8^{\circ} 50'$), na região do Baixo Alentejo, entre os concelhos de Castro Verde e Mértola (Figura 3), numa área sobre xistos argilosos e grauvaques, com a dimensão aproximada de 35x8km e uma elevação média de 190m. O clima é mediterrânico, com verões muito quentes e secos e precipitação centrada entre o Inverno e início da Primavera, com grandes flutuações inter-anuais. A temperatura⁸ média anual é $16.5^{\circ}C$ (máxima - $22.5^{\circ}C$; mínima - $10.4^{\circ}C$) e a precipitação anual é de 477mm (máxima - 100.6mm; mínima - 2.9mm).

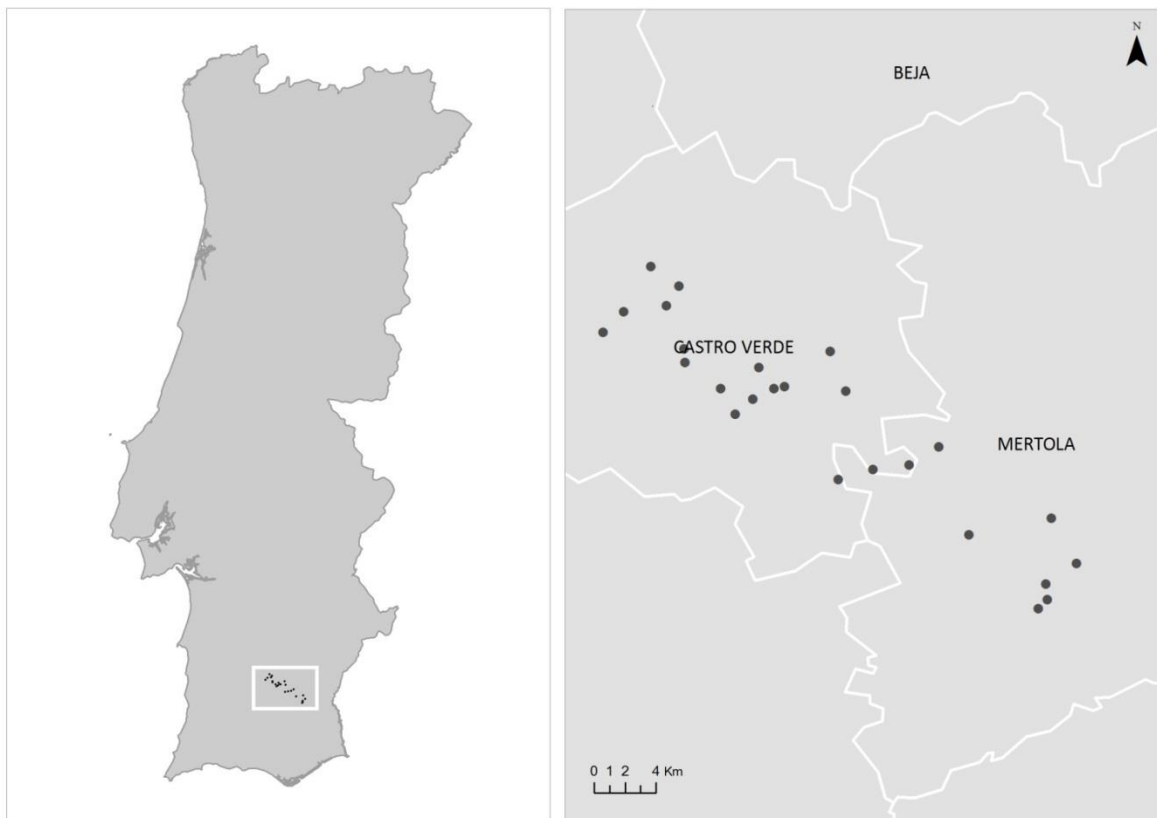


Figura 3 - Localização da área de estudo e dos pontos de amostragem.

A paisagem (Figura 4 e 6) caracteriza-se por uma orografia suave com extensas áreas de planura, profundamente alterada pelo homem e dominada por uma matriz de pastagens, culturas de cereal, montado muito aberto e manchas de esteval. Embora a alteração da paisagem, com a formação do montado, remonte ao século XV, a ocupação humana tornou-se mais intensa a partir do final do século XIX (Ferreira 2001) com sucessivas e prolongadas alterações de uso do solo - formação do montado → destruição do montado para cultivo de cereal → expansão do pastoreio.

⁸ Os dados foram calculados com base nas normais climatológicas da estação de Beja e retirados do Atlas Climático Ibérico - Temperatura do Ar e Precipitação (1971-2000) (ed. 2011).



Figura 4 - Paisagem na área de estudo entre Castro Verde e proximidade de Mértola.

2.2 Amostragem da vegetação

O trabalho de campo foi realizado durante a Primavera de 2011 (1-10 de Abril) e a amostragem decorreu conforme o esquema metodológico representado na Figura 5. Previamente à realização do trabalho de campo foram seleccionadas áreas de amostragem com base em informação relativa ao tipo de pastoreio (bovino/ovino) e encabeçamento (nºanimais/propriedade), de modo a que a rede de pontos de amostragem fosse representativa da heterogeneidade das áreas pastoreadas (Tabela 1). Tendo por base esta informação e utilizando ferramentas básicas do *software* Quantum GIS (versão 1.7.0), foram estabelecidas aleatoriamente 25 parcelas de 30x30m, estratificadas pelas classes tipo de pastoreio e encabeçamento. A partir do centro geométrico de cada uma das parcelas, foram distribuídos uniformemente com uma distância mínima de 15 metros, três pontos correspondentes aos centróides que representassem a localização de sub-parcelas de 5x5m, num total de 75 pontos. As coordenadas dos vértices das sub-parcelas foram carregados para um GPS, e no terreno foram estabelecidos aleatoriamente em cada sub-parcela três quadrados de 0,5x0,5m - unidade de amostragem (n=225). Em cada uma das unidades de amostragem (0,5x0,5m), delimitada por um quadrado, foi realizado um levantamento exaustivo das espécies da flora e estimada visualmente a respectiva cobertura relativa, tendo por referência a dimensão de um quadrado correspondente a 1% da área da quadrícula. A abordagem hierárquica do desenho de amostragem teve como objectivo permitir uma análise transversal dos dados entre os diferentes níveis de amostragem.

Tabela 1 - Número de amostras em cada nível de amostragem, tipo de pastoreio e encabeçamento.

Nível amostragem	Tipo pastoreio	Encabeçamento
parcela - 30x30m (n=25)	bovinos (n=12); ovinos (n=13)	Até 100 (n=11)
sub-parcela - 5x5m (n=75)		100-200 (n=6)
unidade de amostragem - 0.5x0.5m (n=225)		200-300 (n=6)
		300-500 (n=2)

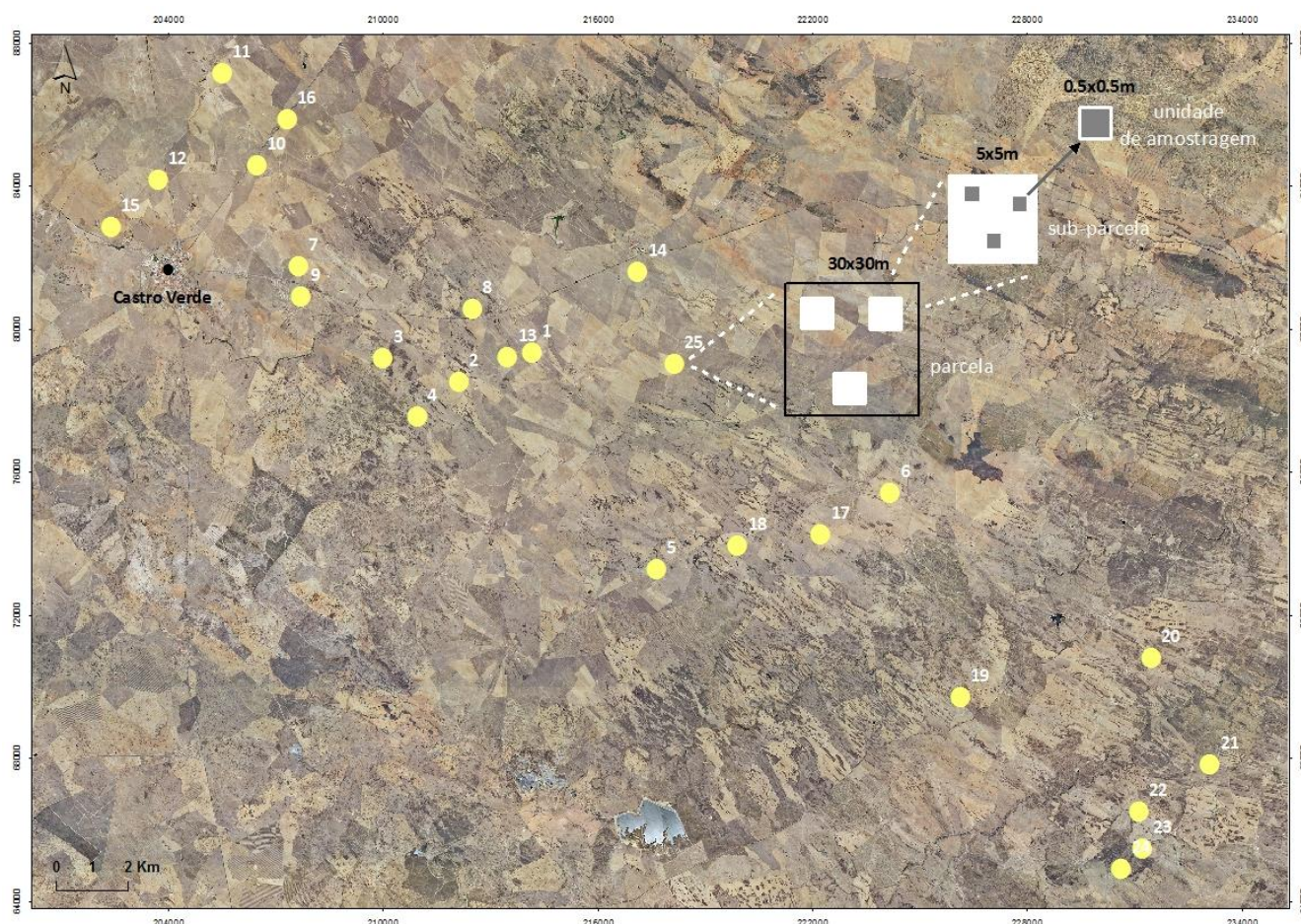


Figura 5 - Localização dos locais de amostragem e esquema metodológico. No esquema estão representados os três níveis hierárquicos da amostragem - parcela, sub-parcela e unidade de amostragem. Em cada parcela (30x30m) foram amostradas três sub-parcelas (5x5m), e em cada sub-parcela foram realizadas três unidades de amostragem (0,5x0,5m).

2.3 Identificação das espécies

Em cada unidade de amostragem (0,5x0,5m) foi realizado um levantamento das espécies presentes e anotada a sua cobertura relativa (%) numa ficha de campo. Quando não foi possível a identificação em campo, o material foi colhido para posterior identificação à lupa no laboratório. A taxonomia e a nomenclatura das espécies e *taxa* infraespecíficos baseou-se na Flora Iberica (Castroviejo *et al.* 1986-2012) e Nova Flora de Portugal (Franco 1971, 1984; Franco & Afonso 1994, 1998, 2003). Para a organização nomenclatural das categorias taxonómicas superiores ao género (ordens e famílias), a classificação taxonómica adoptada foi a proposta pelo Angiosperm Phylogeny Group III (APGIII 2009).

2.4 Características funcionais das espécies

As espécies foram classificadas de acordo com as características funcionais identificadas na bibliografia como sendo importantes na resposta ao pastoreio (Díaz *et al.* 2001; Díaz *et al.* 2007) - *tipo biológico, forma de crescimento e altura na maturidade*. Adicionalmente acrescentou-se *estratégia de dispersão e clonalidade*, características funcionais importantes na resposta das plantas a alterações ambientais (Cornelissen *et al.* 2003). A classificação foi realizada com base em dados retirados de diversas fontes bibliográficas (Malo & Suárez 1995; Cornelissen *et al.* 2003; Bonet & G. Pausas 2004; Manzano & Malo 2006; Paula *et al.* 2009; Porto *et al.* 2011), e baseou-se exclusivamente em atributos categóricos por não haver informação numérica disponível para todas as espécies (Tabela 2). A terminologia associada à temática da ecologia funcional seguiu a recomendada por Violle *et al.* (2007). Os termos utilizados e respectivas definições estão sistematizados na Tabela 3, bem como a tradução utilizada no presente trabalho.

Tabela 2 - Características funcionais e atributos utilizados na classificação das espécies.

Tipo Biológico	Forma de crescimento	Altura	Clonalidade	Estratégia de dispersão
Geófito	Roseta basal	Pequena ≤40cm	Estolhos ou rizomas compridos	Anemocoria
Hemicriptófito	Cespitoso	Alta > 40 cm	Rizomas curtos	Autocoria
Terófito	Subarrosetado	Versátil	Não clonal	Ectozoocoria
Caméfito	Erecta com folhas caulinares			Mimercooria
	Trepadora ou escandente			Endozoocoria
	Decumbente, ascendente ou prostrada			

Tabela 3 - Resumo dos termos utilizados e respectivas definições de acordo com Violle *et al.* (2007).

Termo	Tradução	Definição
<i>Trait</i>	Característica ⁹	Qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica, mensurável ao nível do indivíduo, desde a célula até ao organismo, sem referência ao ambiente ecológico em que se insere ou outro nível de organização.
<i>Attribute</i>	Atributo	Valor ou atributo categórico de uma característica num dado ponto do gradiente ambiental.
<i>Functional trait</i>	Característica funcional	Qualquer característica que influencie indirectamente o <i>fitness</i> da planta, através de efeitos sobre o crescimento, reprodução ou sobrevivência.
<i>Effect trait</i>	Característica de efeito	Qualquer característica da planta que influencie as condições ambientais ou as propriedades do ecossistema.
<i>Response trait</i>	Característica de resposta	Qualquer característica cujos atributos variem em resposta a modificações nas condições ambientais.

⁹ No presente trabalho optou-se pela utilização do termo “característica funcional” independentemente de se tratar de *trait* ou *functional trait*.



Figura 6 - Espécies herbáceas mais comuns na área de estudo. A) *Vulpia muralis*; B) *Leontodon taraxacoides*; C) *Chamaemelum mixtum*; D) *Tolpis barbata*; E) *Echium plantagineum*; F) *Trifolium campestre*.

2.5 Análise e tratamento dos dados

Para a análise dos dados procedeu-se à sua organização em duas matrizes: **a)** espécies x unidades de amostragem, e **b)** espécies x características funcionais. A matriz **(a)** integra informação da cobertura das espécies em cada unidade de amostragem 0,5x0,5m. A matriz **(b)** integra a informação das características funcionais de cada espécie baseada exclusivamente em atributos categóricos (Tabela 2). Análises prévias dos dados revelaram que duas das parcelas se comportavam como *outliers*, devido à presença de espécies semeadas pelo homem ou a condições ambientais muito específicas (solo húmido), pelo que foram removidas de todas as análises.

2.5.1 Cálculo de índices de diversidade taxonómica (α , β)

A diversidade taxonómica ou diversidade específica de uma comunidade a nível local ou regional, é designada por Whittaker (1960) como diversidade α , e é definida como sendo a diversidade e abundância de espécies por unidade de espaço (Magurran 2004). A diversidade α é normalmente expressa através da riqueza específica, i.e., o número de espécies que coexistem dentro de uma comunidade, ou através de medidas que incorporam também a abundância de cada espécie, designadas como medidas de heterogeneidade (Magurran 2004). O conceito de heterogeneidade abrange duas componentes, a riqueza específica e a equitabilidade, i.e., a forma como os indivíduos estão distribuídos pelas espécies (Peet 1974), sendo normalmente medida através de índices como o Simpson, Shannon-Wiener, entre outros. No presente trabalho a diversidade α foi calculada para os três níveis de amostragem, com base na matriz das espécies x unidades de amostragem, usando os índices riqueza específica e índice de Simpson (α Simpson), calculado através da expressão

$$D = 1 - \sum p_i^2 \quad (1)$$

em que p_i é a proporção relativa, i.e., cobertura de cada espécie dividida pela soma de todas as coberturas. Este é um índice de equitabilidade que quantifica a probabilidade de 2 indivíduos tirados ao acaso pertencerem a espécies diferentes.

A diversidade β corresponde à variação de espécies entre locais (Whittaker 1960), sendo uma medida de dissimilaridade na composição específica entre comunidades à mesma escala, ou entre comunidades a diferentes escalas (Koleff *et al.* 2003). Vários autores (*e.g.* Vellend 2001; Anderson *et al.* 2011) consideram dois tipos distintos de diversidade β : a) “turnover” direccional da estrutura da comunidade ao longo de um gradiente espacial, temporal ou ambiental, e b) variação na estrutura da comunidade entre unidades de amostragem (não-direccional).

O cálculo da diversidade β é geralmente feito a partir de índices que se baseiam na comparação de amostras no que respeita às espécies exclusivas ou partilhadas entre pares de amostras (Koleff *et al.* 2003;

Norman *et al.* 2003), ou recorrendo a uma abordagem hierárquica que se baseia na decomposição da diversidade nas suas componentes α e β em cada escala - Partição da diversidade (ver ponto 2.5.3). A escolha do índice ou da abordagem deverá estar dependente da natureza intrínseca da diversidade β que se pretende analisar (Anderson *et al.* 2011).

Com o objectivo de comparar a diversidade β entre os três níveis de amostragem foram utilizados os índices de dissimilaridade Sørensen (β Sørensen) e de Simpson (β Simpson). Para o cálculo destes índices em cada nível (parcela e sub-parcela) foi utilizada a média dos valores entre todos os pares de unidades de amostragem para esse mesmo nível. O primeiro destes índices (Sørensen) representa a proporção de espécies de uma amostra que não ocorrem na outra amostra, e foi calculado como:

$$\beta = \frac{b+c}{2a+b+c} \quad (2)$$

Em que a representa as espécies partilhadas em cada um dos pares de amostras, e b e c são as espécies únicas de cada amostra do par. O índice de Simpson é análogo ao anterior, mas é menos sensível à variação da riqueza específica, tendo sido calculado como:

$$\beta = \frac{\min(b,c)}{\min(b,c)+a} \quad (3)$$

De forma a perceber se a dissimilaridade entre a composição específica das parcelas estava relacionada com a sua distância geográfica, foi realizado o teste de Mantel (Legendre & Legendre 2003) entre a matriz de distâncias de composição específica (dissimilaridade β) e a matriz de distâncias geográficas, usando a correlação de Pearson.

Para avaliar a influência da riqueza específica nos índices de Sørensen e β Simpson foi ajustado um modelo linear usando a função “GLM” (Generalize Linear Models) do *software* R (versão 2.13.0).

2.5.2 Cálculo dos índices de diversidade funcional

A diversidade funcional de uma comunidade corresponde à variação inter-específica das características funcionais das espécies que integram essa comunidade (Poos *et al.* 2009) e pode ser medida nas suas diferentes componentes - riqueza, equitabilidade e divergência, usando índices análogos aos utilizados para calcular a diversidade taxonómica, tal como proposto por Mason *et al.* (2005).

A diversidade funcional pode ser calculada a partir de índices que medem essas diferentes componentes (ver por exemplo Petchey & Gaston 2002; Botta-Dukát 2005; Mason *et al.* 2005; Mouchet *et al.* 2008; Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010), tendo como abordagem comum a realização de cálculos associados à matriz numérica das espécies x características funcionais. Estes cálculos realizam-se através da projecção das espécies de uma comunidade no espaço multidimensional formado pelas n características

funcionais, o qual representa o espaço funcional ocupado por uma comunidade. Os índices descrevem de forma quantitativa as propriedades desse espaço funcional, nomeadamente quanto desse espaço é ocupado pelo elenco das espécies presentes, e de que forma esse espaço está preenchido (Schleuter *et al.* 2010).

No presente trabalho foram calculados os índices riqueza funcional e equitabilidade funcional (Villéger *et al.* 2008), dispersão funcional (Laliberté & Legendre 2010) e Rao Q (Botta-Dukát 2005), com base numa abordagem desenvolvida por Laliberté & Legendre (2010), que permite a utilização simultânea de características numéricas (contínuas e discretas), categóricas e semi-quantitativas (ordinais), dados omissos e a inclusão das abundâncias.

O cálculo dos índices foi feito com base nas duas matrizes espécies x unidades de amostragem e espécies x características funcionais, utilizando a biblioteca de funções “FD” (Laliberté & Shipley 2011) do *software* R. Na Tabela 4 estão sistematizados os métodos de cálculo e as propriedades dos índices.

Como as características funcionais usadas neste trabalho são categóricas, o que impossibilita a construção directa de um espaço funcional quantitativo, foi necessário transformar a matriz das espécies x características funcionais numa matriz de distâncias, utilizando a distância de Gower tal como proposto por Botta-Dukát (2005) e seguidamente a sua transformação numa matriz numérica através de uma Análise de Coordenadas Principais (PcoA) (Laliberté & Shipley 2011). Para avaliar a influência da riqueza específica nos índices de diversidade funcional foi ajustado um modelo linear usando a função “GLM” (*Generalized Linear Models*) do *software* R.

Tabela 4 - Índices de diversidade funcional utilizados, métodos de cálculo utilizados e propriedades dos índices (adaptado de Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010).

Índice / Abrev.	Descrição	Método de cálculo	Propriedades
Riqueza funcional (FRiq)	Mede a extensão do espaço funcional ocupado pelas espécies de uma dada comunidade.	Número de combinações únicas de atributos funcionais	contagem dependente da riqueza específica
Equatibilidade funcional (FEqu)	Mede o quão regularmente estão distribuídos no espaço funcional as espécies de uma comunidade.	Cálculo da regularidade das posições das espécies ao longo da <i>Minimum spanning tree</i> (MST).	varia entre 0 e 1 independente da riqueza específica
Dispersão funcional (FDis)	Mede a dispersão das espécies no espaço funcional.	Distância média no espaço funcional entre cada espécie e o centróide de todas as espécies de uma comunidade.	varia entre 0 e 1 independente da riqueza específica
Índice Rao Q (FRao)	Mede a distância funcional média entre dois indivíduos tirados ao acaso.	Soma das distâncias entre pares de espécies ponderadas pela sua abundância relativa.	varia entre 0 e 1 independente da riqueza específica

2.5.3 Análise da partição da diversidade

A partição da diversidade é uma abordagem utilizada para inferir diferenças e semelhanças na composição específica entre locais ou comunidades, assente em conceitos teóricos desenvolvidos por Whittaker (1960) e Macarthur *et al.* (1966). Whittaker introduz o conceito de partição multiplicativa e mais tarde Lande (1996) demonstra analiticamente o conceito de partição aditiva. Ambos os conceitos baseiam-se no pressuposto que a diversidade total de um *pool* regional de espécies, denominada diversidade gama (γ), pode ser dividida em componentes multiplicativas ($\gamma=\alpha*\beta$) ou aditivas ($\gamma=\alpha+\beta$), que correspondem à diversidade α (ao nível das unidades de amostragem), e à diversidade β (entre unidades de amostragem) (Crist *et al.* 2003). Ao contrário da partição multiplicativa, a partição aditiva permite comparar directamente α , β e γ , dado que as três componentes são expressas nas mesmas unidades (Veech *et al.* 2002), por outro lado sendo comensuráveis podem ser comparadas a diferentes escalas espaciais (Wagner *et al.* 2000; Gering *et al.* 2003; Crist *et al.* 2003). O conceito de partição pode assim ser estendido a N níveis hierárquicos de análise, sendo conveniente usar a notação, $\alpha_1... \alpha_{N-1}$, etc. para fazer referência ao α e β de cada nível hierárquico da amostragem. Neste caso $\gamma_n=\alpha_{n-1}+\beta_{n-1}$, sendo γ_N a diversidade total da paisagem ou seja do *pool* regional de espécies.

2.5.3.1 Partição aditiva da diversidade taxonómica

A partição aditiva da diversidade pode ser aplicada a medidas de diversidade taxonómica como riqueza específica, índice de Shannon, Simpson, etc. (Lande 1996; Veech *et al.* 2002; Crist *et al.* 2003) usando a equação $\alpha_n=\beta_{n-1}+\alpha_{n-1}$. Por exemplo, a partição da riqueza específica de um nível n de amostragem é calculado, para cada unidade desse nível, da seguinte forma: β_{n-1} (diversidade β do nível inferior) é calculado pela diferença entre o número total de espécies de cada unidade do nível n (α_n) e a média do número de espécies de cada uma das amostras do nível $n-1$ (α_{n-1}) nela contidas. No caso de índices que envolvem coberturas (*e.g.* Shannon) o cálculo é semelhante, mas α_n é calculado com base nas coberturas médias de todas as amostras de nível inferior. Estendendo este cálculo para todos os níveis, teremos os valores de α e β para cada unidade de cada nível, que podem ser sumarizadas através das suas médias num gráfico onde $\gamma = \alpha_1\text{médio} + \sum (\beta_1\text{médio}... \beta_{n-1}\text{médio})$. No presente trabalho a partição da diversidade taxonómica foi calculada para os índices riqueza específica e Simpson, usando a função “adipart” da biblioteca de funções “vegan: community ecology” Okasen *et al.* (2011) do *software* R.

2.5.3.2 Partição aditiva da diversidade funcional

À semelhança da diversidade taxonómica, a diversidade funcional também pode ser dividida nas componentes aditivas α e β (Ricotta 2005; de Bello *et al.* 2009). Neste caso, α corresponde à diversidade de características funcionais dentro de uma unidade de amostragem e β corresponde à diversidade de características funcionais entre unidades de amostragem. Ou seja, neste contexto β corresponde ao

aumento de diversidade de características funcionais que ocorre quando se passa do nível n para o nível $n+1$.

Para o cálculo da diversidade funcional foi utilizado o índice de Rao Q, ou índice da entropia quadrática, seguindo a abordagem metodológica proposta por de Bello *et al.* (2010). Este índice combina medidas de dissimilaridade e abundância, constituindo uma metodologia padronizada, aplicável na comparação da partição dos diferentes aspectos da diversidade (taxonómica, funcional ou filogenética), e podendo ser aplicado em dados com uma estrutura espacial hierárquica.

A diversidade funcional α , medida através do índice de Rao Q, corresponde ao valor esperado de dissimilaridade de características entre dois indivíduos tirados ao acaso dentro de uma unidade de amostragem de nível n , sendo calculada através da seguinte fórmula (note-se o paralelismo com o índice de Simpson):

$$\alpha FD = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} P_i P_j \quad (4)$$

Em que αFD corresponde ao somatório da dissimilaridade entre todos os pares possíveis de espécies ponderados pelo produto da abundância das espécies, sendo d_{ij} a dissimilaridade entre as espécies i e j .

A diversidade funcional γ , corresponde ao valor esperado de dissimilaridade quando se tiram dois indivíduos ao acaso do *pool* regional de espécies, e é calculada fazendo a união prévia das unidades de amostragem de nível $n-1$, utilizando a média das coberturas de cada espécie, utilizando a expressão:

$$\gamma FD = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} P_i P_j \quad (5)$$

Em que γFD corresponde ao somatório da dissimilaridade entre todos os pares possíveis de espécies mas ponderados pelo produto da média da abundância das espécies. Ou seja em que P_i é calculado

$$P_i = \sum_{c=1}^n P_{ic} / n \quad (6)$$

sendo c o número de amostras (1 até n) e S corresponde ao número total de espécies ao nível da paisagem.

A diversidade funcional β reflecte quanta nova diversidade funcional é ganha ao fazer esta união das unidades de amostragem, sendo calculada de forma idêntica à diversidade β taxonómica, ou seja

$$\beta = \gamma - \bar{\alpha} \quad (7)$$

em que $\bar{\alpha}$ é a média de todos os α do mesmo nível.

2.5.3.3 Comparação da partição aditiva das espécies comuns e raras

Com o objectivo de analisar mais em detalhe a partição da diversidade, foi comparada a contribuição das componentes α e β entre espécies comuns e raras (menos frequentes). As espécies foram separadas em dois grupos com base na sua frequência (número de parcelas em que cada espécie ocorre), tendo sido ensaiados diferentes valores-limite entre 1 e 23 (nº total de parcelas) para separar os grupos. Posteriormente foram calculadas as diferenças da contribuição relativa α e β entre cada grupo (comuns-raras). As diferenças foram testadas com modelos nulos.

2.6 Modelos nulos

Os modelos nulos são algoritmos baseados na aleatorização de dados, que permitem avaliar a probabilidade de um determinado padrão observado ocorrer na ausência do processo em estudo (Gotelli & Graves 1996). Ou seja, é uma forma de calcular valores de p (p -values) sem pressupostos sobre a distribuição da estatística de teste. O termo “modelo nulo” advém da semelhança com a “hipótese nula” dos testes de significância estatística e que corresponde, neste caso, à hipótese do padrão observado ser resultado do acaso (Götzenberger *et al.* 2011).

No desenvolvimento de um modelo nulo é essencial a escolha apropriada do método de aleatorização que irá testar a hipótese em causa, e uma interpretação correcta do desvio dos padrões observados face aos resultados obtidos pelo modelo aleatório (Gotelli & Graves 1996). Mais concretamente, é crucial a escolha dos parâmetros que se devem manter constantes face aos que devem variar estocasticamente, de modo a excluir apenas o efeito expectável decorrente do(s) processo(s) ecológicos que se pretendem analisar, evitando cair no erro do modelo escolhido ser um modelo "demasiado nulo". Por exemplo, em análises baseadas na modelação das respostas de grupos funcionais definidos *a priori* em função de uma qualquer variável ambiental, a variação explicada pela variável ambiental pode estar inflacionada pelo simples facto de ser ter agrupado as espécies, independentemente de quais as espécies incluídas em cada grupo (Petchey *et al.* 2004; Wright *et al.* 2006). Ou seja, modelos estatisticamente significativos ou com elevado R^2 podem ser apenas um artefacto da classificação, não tendo qualquer significado biológico.

No presente trabalho foram aplicados diferentes modelos nulos para testar: **MN1**) a validade das relações que envolvem índices de diversidade funcional (GLM, 2.5.2), **MN2**) se a composição de cada parcela é diferente da composição de parcelas aleatórias (vd. Figura 17, 3.2.3), **MN3**) os valores de partição dos índices de diversidade taxonómica e diversidade funcional observados em cada nível hierárquico (partição aditiva, 2.5.3.1 e 2.5.3.2), **MN4**) o padrão observado da partição das espécies comuns e raras (partição aditiva, 2.5.3.3).

No caso **MN1**) foram usados dois modelos nulos para testar: **MN1A**) se os resultados obtidos são um artefacto da classificação das espécies em grupos funcionais, e **MN1B**) se a comunidade real em termos

funcionais é diferente de comunidades funcionalmente aleatórias. Em **MN1A)** foram aleatorizados os dados da matriz das espécies x características funcionais, permutando as linhas da matriz. Ou seja, cada combinação de atributos existente foi atribuída a uma espécie aleatoriamente. Desta forma, os grupos funcionais e a frequência de cada grupo no *pool* de espécies foram mantidos constantes, sendo apenas trocada a identidade das espécies pelos grupos. Em **MN1B)** foram permutadas as espécies entre parcelas, mantendo constantes a riqueza específica de cada parcela e a frequência de cada espécie. Para tal, foi utilizada a função “commsimulator” através do método de aleatorização “quasiswap” da biblioteca de funções “vegan: Community Ecology” Okasen *et al.* (2011) do *software* R. O método “quasiswap” altera a estrutura da matriz original mas garante que as somas das linhas e colunas são mantidas constantes durante o processo de aleatorização, requisito chave no desenvolvimento de modelos nulos aplicados a matrizes de presença/ ausência (Gotelli & Entsminger 2001).

Previamente à aleatorização dos dados, a matriz original das espécies x unidades de amostragem foi transformada numa matriz de presença/ausência, e o algoritmo acima descrito foi aplicado separadamente em cada parcela. Por último, as coberturas originais de cada espécie em cada parcela foram atribuídas aleatoriamente às parcelas onde a espécie estava presente, resultantes da aplicação do método “quasiswap”. Os modelos lineares entre riqueza específica e diversidade funcional foram recalculados com base nas comunidades aleatórias resultantes. Este processo foi repetido 1000 vezes de forma a obter-se a distribuição nula dos valores de R^2 .

Resumindo, com este procedimento obtiveram-se matrizes em que a identidade das espécies em cada parcela foi aleatorizada, respeitando os seguintes constrangimentos:

- a) foi mantido o mesmo número de espécies por parcela;
- b) foi mantido o número total de ocorrências por espécie ao nível da paisagem;
- c) para cada espécie foi mantida a distribuição das suas coberturas originais.

No caso **MN2)** para testar se a composição em cada parcela é diferente da composição de parcelas aleatórias, foi testado um modelo nulo em que se aleatorizou a escolha de espécies desde $n=2$ até $n=123$ (n° total de espécies). À semelhança do modelo nulo anterior foi mantido o mesmo número de espécies por parcela, bem como a frequência de cada espécie mas neste caso a cobertura foi ignorada. Os modelos em análise foram recalculados com os dados aleatorizados, sendo o processo repetido 1000 vezes, de forma a gerar uma distribuição de R^2 correspondente ao modelo nulo com a qual o R^2 do modelo inicial foi comparado.

No caso **MN3)** foram testados dois modelos nulos, um mais restritivo onde foram trocadas as espécies entre unidades de amostragem da mesma parcela (**mn local**), e outro menos restritivo onde foram trocadas as espécies entre unidades de amostragem mas ao nível regional (**mn regional**) (i.e. permitindo trocas

entre parcelas), mantendo constantes a riqueza específica de cada unidade de amostragem, bem como a frequência de cada espécie, ficando as coberturas associadas à respectiva espécie.

No caso **MN4**) foi trocada a classificação de cada espécie quanto ao seu nível de raridade (comum/rara), de forma a testar se os padrões observados eram devidos ao nível de raridade ou um artefacto da classificação em si.

3 RESULTADOS

3.1 Padrões de diversidade taxonômica (α , θ)

3.1.1 Diversidade florística

Na totalidade das unidades de amostragem (n=207) foram inventariados 130 *taxa* (Anexo I) distribuídos por 27 famílias botânicas. Observou-se a dominância, tanto em cobertura como número de gêneros, das famílias botânicas Asteraceae, Poaceae e Fabaceae, embora estejam representadas uma grande diversidade de outras famílias (Figura 7).

As espécies com maior percentagem de cobertura foram *Vulpia muralis*, *Chamaemelum mixtum*, *Leontodon taraxacoides*, *Pulicaria paludosa*, *Echium plantagineum*, *Trifolium subterraneum*, *Tolpis barbata*, *Crepis vesicaria* e *Plantago coronopus* (Figura 8). As espécies mais frequentes (ocorrência em mais de 1/3 das parcelas) foram *Vulpia muralis*, *Chamaemelum mixtum*, *Leontodon taraxacoides*, *Tolpis barbata*, *Echium plantagineum*, *Trifolium campestre*, *Rumex bucephalophorus* e *Trifolium tomentosum* (Figura 8).

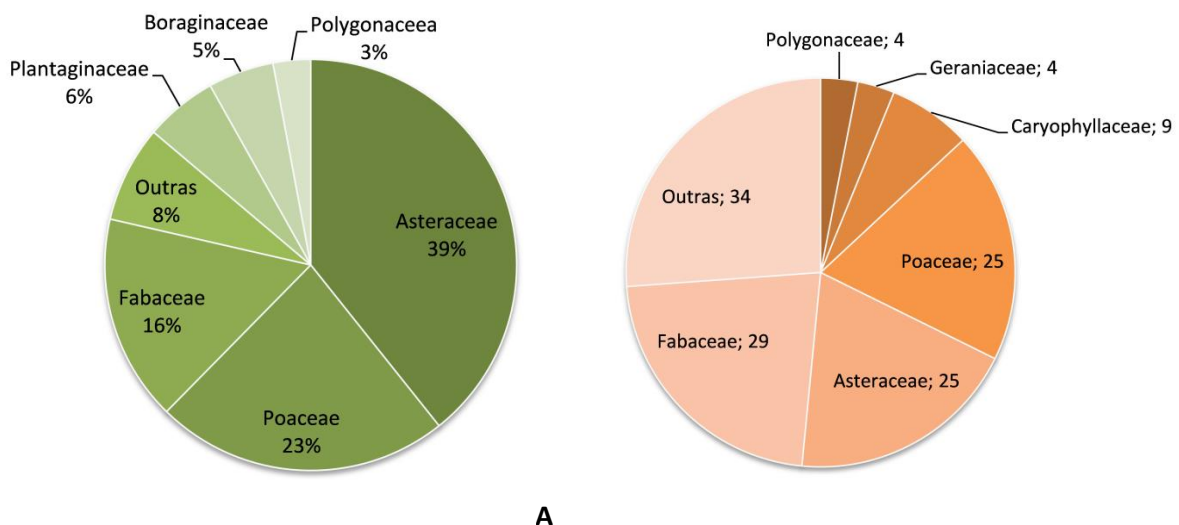


Figura 7 - Famílias que dominaram a composição florística da área de estudo. A) Famílias que dominaram em cobertura; os valores correspondem à soma das coberturas das espécies de cada família, dividido pela soma da cobertura de todas as espécies. B) Famílias que dominaram em diversidade; os valores correspondem ao número de gêneros em cada família. Na classe “Outras” estão incluídas 21 famílias.

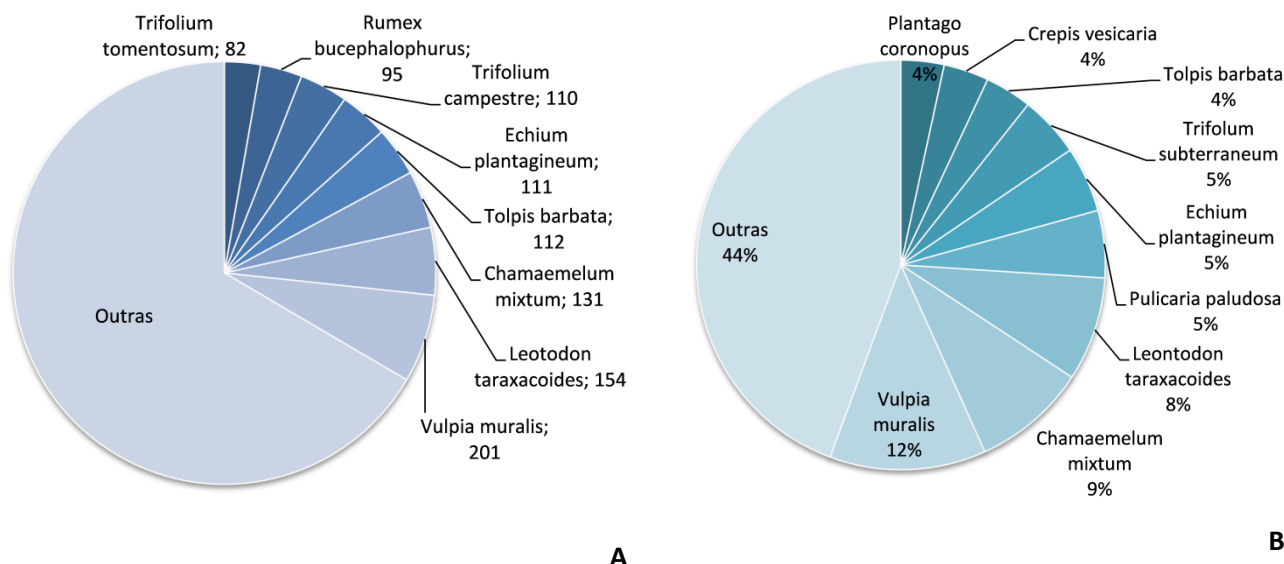


Figura 8 - Espécies dominantes na área de estudo. A) Espécies mais frequentes e valor correspondente de frequência (nº parcelas em que ocorrem). B) Espécies com maior cobertura; os valores correspondem à soma das coberturas de cada espécie, dividido pela soma da cobertura de todas espécies.

3.1.2 Padrões gerais de diversidade α

Os valores de tendência central e medidas de dispersão da riqueza específica e índice de Simpson para as três escalas de amostragem estão representados na Figura 9. Os resultados obtidos mostram que a riqueza específica variou consideravelmente entre parcelas de amostragem (17 a 47 espécies) e que ocorreu uma distribuição assimétrica dos valores em torno da mediana. Esta assimetria decorreu da existência de uma ligeira cauda à esquerda da mediana, devido a uma maior dispersão das parcelas com valores de riqueza específica mais baixos (<30 espécies). Ao nível da sub-parcela e unidade de amostragem os valores de riqueza específica foram mais baixos, apresentando também uma menor dispersão.

Contrariamente, o índice de heterogeneidade Simpson apresentou uma variação baixa entre parcelas, com valores que se situaram entre 0.7 e 0.9, próximos do valor máximo teórico $1-(1/S)=0.99$. Estes resultados assinalam que para a generalidade das parcelas não se observou uma grande disparidade entre as coberturas de cada espécie, havendo um certo equilíbrio. O mesmo se observou para o índice de Simpson ao nível da sub-parcela e unidade de amostragem.

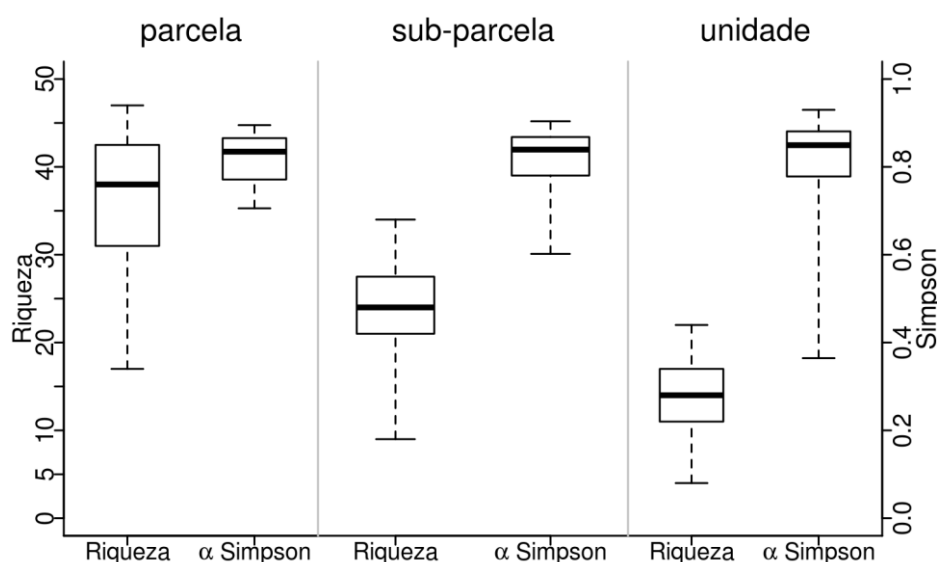


Figura 9 - Caixa-de-bigodes (mediana, quartis e extremos) dos índices de diversidade α , Riqueza Específica e Simpson, ao nível da parcela (30x30m; n=23), sub-parcela (5x5m; n=69) e unidade de amostragem (0.5x0.5m; n=207). O valor do índice de Simpson da parcela e da sub-parcela corresponde à média do valor do mesmo índice calculado com base nas unidades de amostragem em cada nível de amostragem (n=9 e n=3 correspondentemente).

Na curva de acumulação de espécies (Figura S1 - Anexo II) observa-se que o número de espécies em função da área amostrada não tende para um patamar, o que indicia que o número de pontos de amostragem pode não ser representativo da área amostrada. Interessa ainda realçar que o patamar das 65 espécies registadas, que corresponde a metade do *pool* total de espécies (n=130), é atingido depois de amostradas três parcelas, o que representa 13% do total de parcelas amostradas (n=23).

3.1.3 Padrões gerais de diversidade β

Os valores de tendência central e medidas de dispersão dos índices de diversidade β para as três escalas de amostragem estão representados na Figura 10. Os valores de diversidade β estimados através dos índices de Sørensen e Simpson apresentam uma variação muito baixa, tanto ao nível da parcela como da sub-parcela. Estes valores, que rondam 0.4, reflectem uma proporção equilibrada entre as componentes de diversidade β (a - espécies partilhadas; b, c - espécies únicas em cada parcela), tal como se observa na Figura 11. Nesta figura, os pontos correspondem a pares de parcelas ou sub-parcelas, localizam-se maioritariamente no centro do diagrama, o que indica contribuições equilibradas de cada componente. No entanto, uma parte dos pontos mostra a existência de valores elevados de b ou c (>0.7), e consequentemente valores baixos de a, indicativo de uma maior dissimilaridade entre estes pares de parcelas, o que corresponde possivelmente à presença de espécies de ocorrência muito pontual ou de uma parcela muito diferente das restantes. Como consequência da contribuição equilibrada de cada componente, pode concluir-se também que existe alguma heterogeneidade na composição específica entre pares de pontos, dado que o número de espécies não partilhadas é no geral superior às espécies

partilhadas ($b+c>a$). Ou seja, observou-se alguma heterogeneidade tanto ao nível local (parcela e sub-parcela), como ao nível regional (entre pares de parcelas).

Analisando a variação da diversidade β em função da distância geográfica entre as parcelas de cada par (Figura 12), observa-se uma associação significativa entre as duas distâncias ($p<0.05$; teste Mantel com correlação de Pearson). No entanto, a dispersão dos valores é muito elevada quando comparada com a covariação das duas matrizes, o que indica uma fraca, ainda que significativa, auto-correlação espacial entre os pontos de amostragem, ou seja a dissimilaridade entre parcelas próximas não é muito distinta da dissimilaridade entre parcelas distantes.

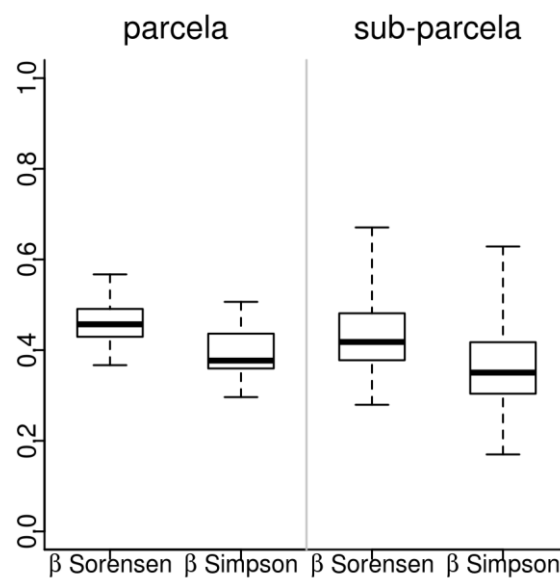


Figura 10 - Caixas-de-bigodes (mediana, quartis e extremos) dos índices de diversidade β Simpson e β Sørensen (valores entre 0-1), ao nível das parcelas (30x30m; $n=23$) e ao nível das sub-parcelas (5x5m; $n=69$). O valor de cada índice corresponde à média dos valores entre todos os pares de unidades de amostragem em cada nível ($n=9$ e $n=3$ correspondentemente).

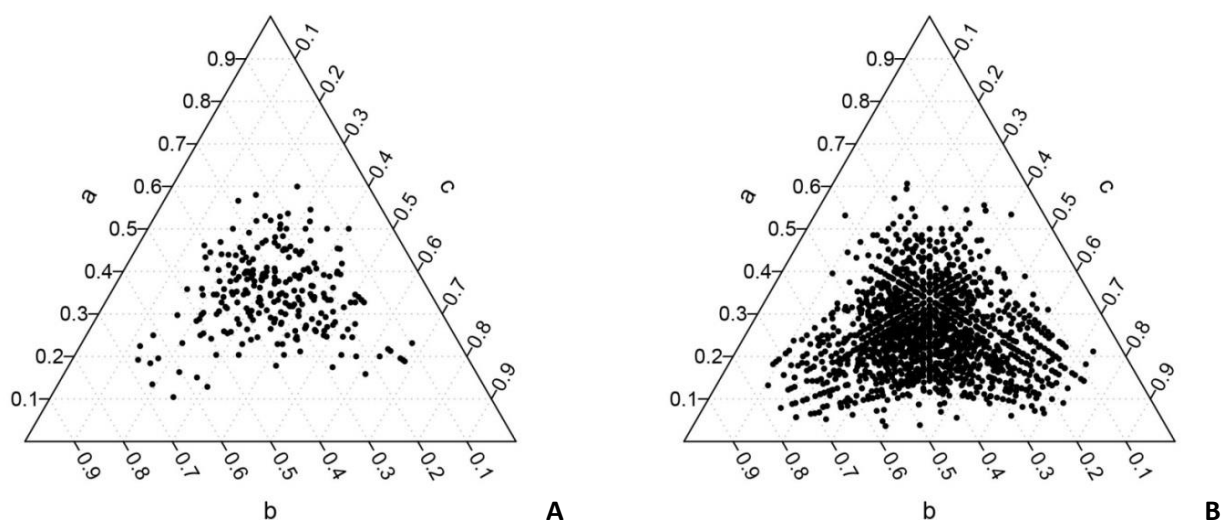


Figura 11 - Representação gráfica das percentagens das contribuições das 3 componentes de diversidade β entre todos os pares de parcelas (A) e entre todos os pares de sub-parcelas (B); a - espécies partilhadas, b , c - espécies exclusivas de cada uma das parcelas/sub-parcelas do par. Os valores foram relativizados de forma a que $a+b+c=1$.

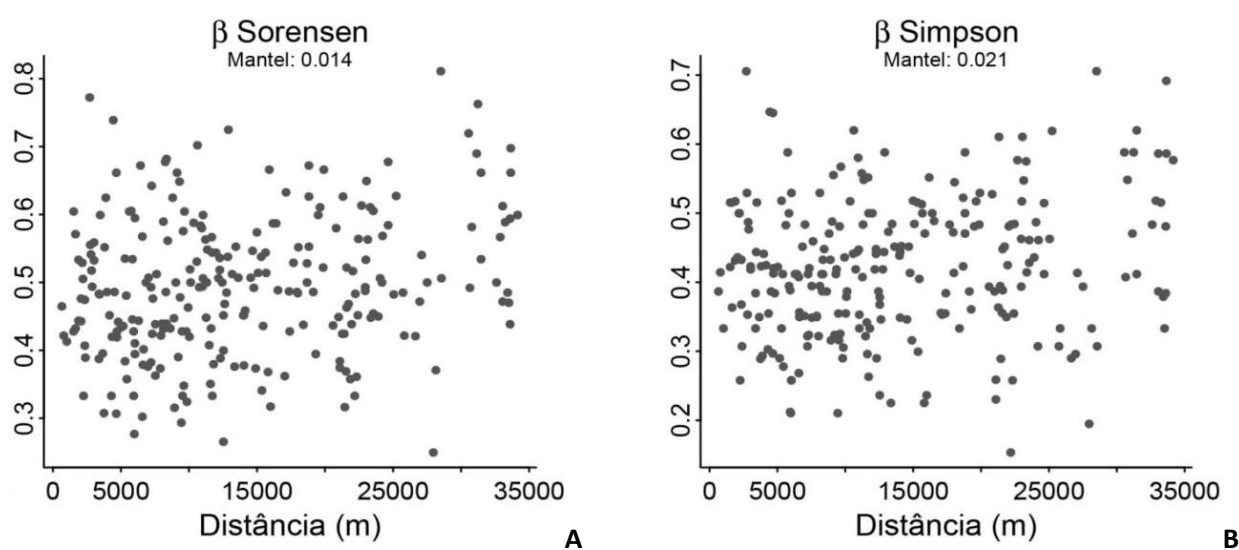
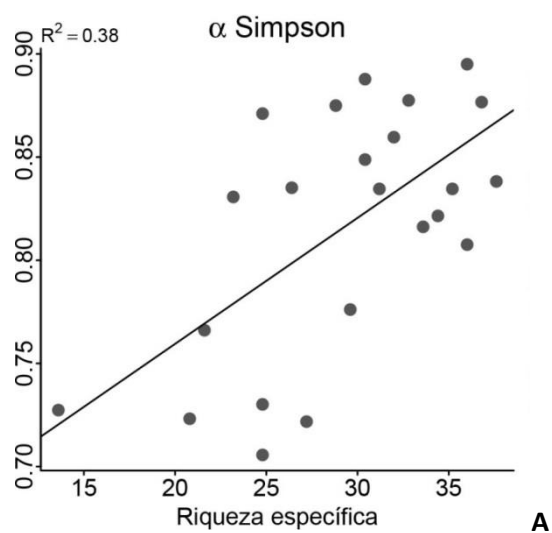


Figura 12 - Relação entre os valores dos índices β Simpson e β Sørensen e a distância geográfica calculados entre pares únicos de parcelas (A,B). É indicado o valor do percentil do teste de Mantel efectuado entre as matrizes dos valores de β e da distância geográfica.

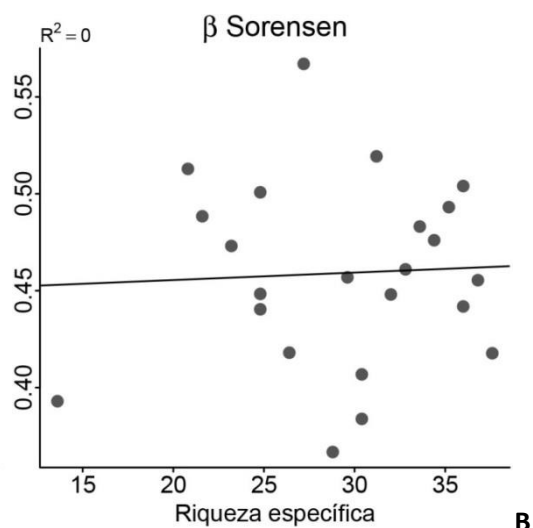
3.1.4 Índices de diversidade específica (α, β) e relação com a riqueza específica

Da análise da relação entre a riqueza específica e o índice α Simpson (Figura 13), observa-se uma maior homogeneidade entre espécies nas parcelas com maior riqueza específica ($R^2=0.31$; $p<0.05$), embora com alguma dispersão em torno da recta. No entanto, nas parcelas com maior riqueza (>40 aprox.) essa dispersão é menor. É necessário contudo ter em atenção que é expectável um certo grau de relação positiva entre as duas variáveis, uma vez que o valor do índice inclui uma componente de riqueza específica (equação 1 - Métodos).

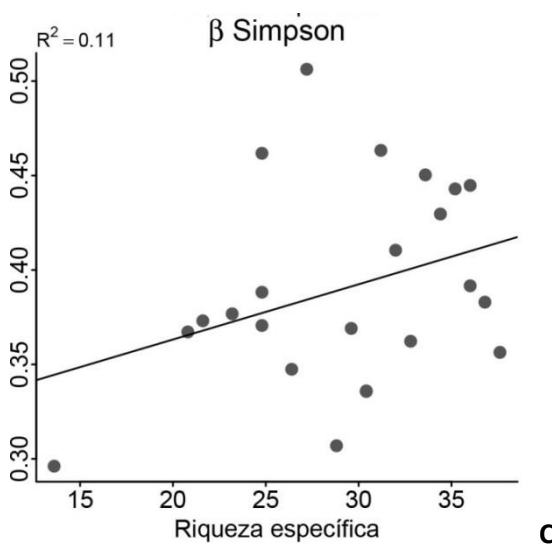
Relativamente à diversidade β (Figura 13) não se observou qualquer relação entre o índice de β Sørensen e a riqueza específica ao nível da parcela ($R^2=0$). Da mesma forma o índice de β Simpson embora tenha apresentado uma tendência positiva com a riqueza específica, a relação entre as duas variáveis mostrou-se não significativa ($R^2=0.11$, $p>0.05$), observando-se uma dispersão muito elevada dos valores em torno da recta. Este resultado indica que a dissimilaridade das sub-parcelas dentro da parcela não depende do número de espécies da parcela.



A



B



C

Figura 13 - Modelo linear da variação dos índices de diversidade α (A) e diversidade β (B-C) em função da riqueza específica. Cada ponto corresponde a uma parcela (30x30m). Os índices de β são calculados pelo valor médio de todos os pares de sub-parcelas em cada parcela.

3.2 Padrões de diversidade funcional

3.2.1 Padrões gerais

As medidas de tendência central e medidas de dispersão dos índices de diversidade funcional para as três escalas de amostragem estão representados nos gráficos da Figura 14.

A riqueza funcional (FRiq), que corresponde ao número de combinações únicas de atributos encontradas numa comunidade, apresentou uma variação considerável em todos os níveis de amostragem. Na curva de acumulação de riqueza funcional em função da área amostrada (Figura S1 - Anexo II) observa-se que metade do número de combinações total (19 em 38) é superada logo depois de amostradas 2 parcelas, o que indica alguma homogeneidade funcional do *pool* regional de espécies.

O índice de equitabilidade funcional (FEqu) apresentou valores intermédios (escala entre 0-1), com alguma variação tanto ao nível da parcela como da sub-parcela. Estes valores indicam que para a generalidade das parcelas e sub-parcelas há irregularidade na distribuição das espécies no espaço funcional. Este padrão é devido a uma distância variável entre as espécies no espaço funcional e à heterogeneidade das suas abundâncias, tal como se observa na Figura 15. Ou seja, este padrão reflecte diferenças na abundância de determinadas combinações de atributos face a outras.

O índice de dispersão funcional (FDis) apresentou valores baixos (escala entre 0-1) ao nível da parcela e sub-parcela, com uma variação relativamente baixa. Estes resultados mostram que há uma dispersão baixa das espécies relativamente ao centróide formado por todas as espécies da comunidade, sugerindo uma limitada divergência dos atributos das espécies.

O índice RaoQ (FRao), medida da dissimilaridade funcional esperada quando se escolhem dois indivíduos ao acaso, apresenta valores muito baixos e pouca variação em ambos os níveis de amostragem, indicador de uma reduzida diversidade funcional das comunidades, ou seja, espera-se que dois indivíduos tirados ao acaso sejam muito parecidos.

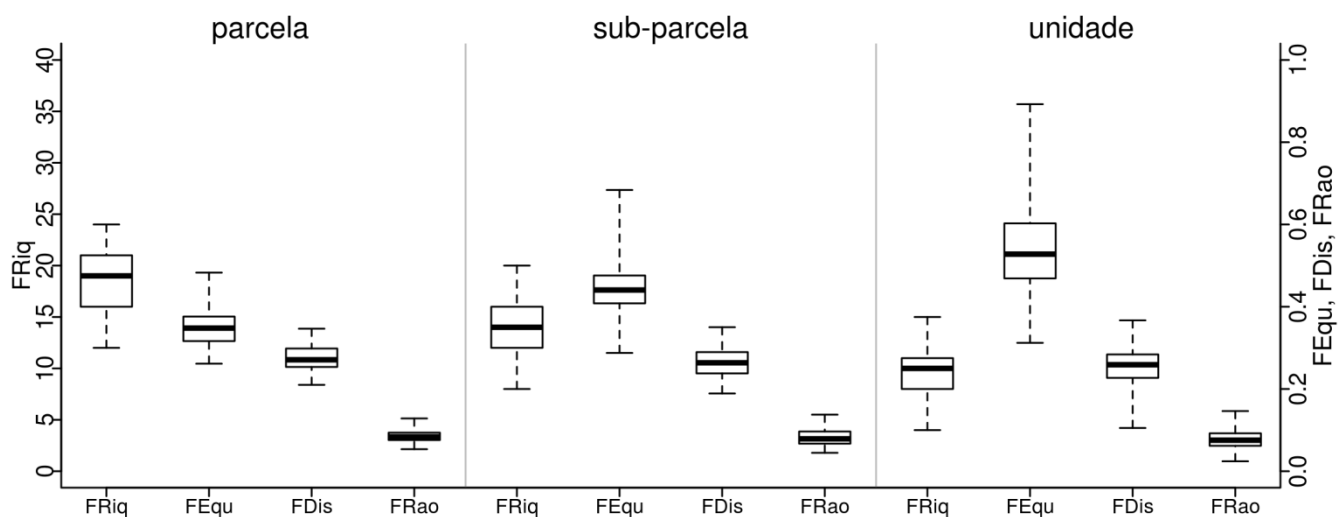


Figura 14 - Caixas-de-bigodes (mediana, quartis e extremos) dos índices de diversidade funcional ao nível da parcela (A; n=23), sub-parcelas (B; n=69) e unidade de amostragem (n=207). Os índices foram calculados agregando as espécies das unidades de amostragem através das médias das coberturas. Os índices variam entre 0-1 com excepção do índice riqueza funcional.

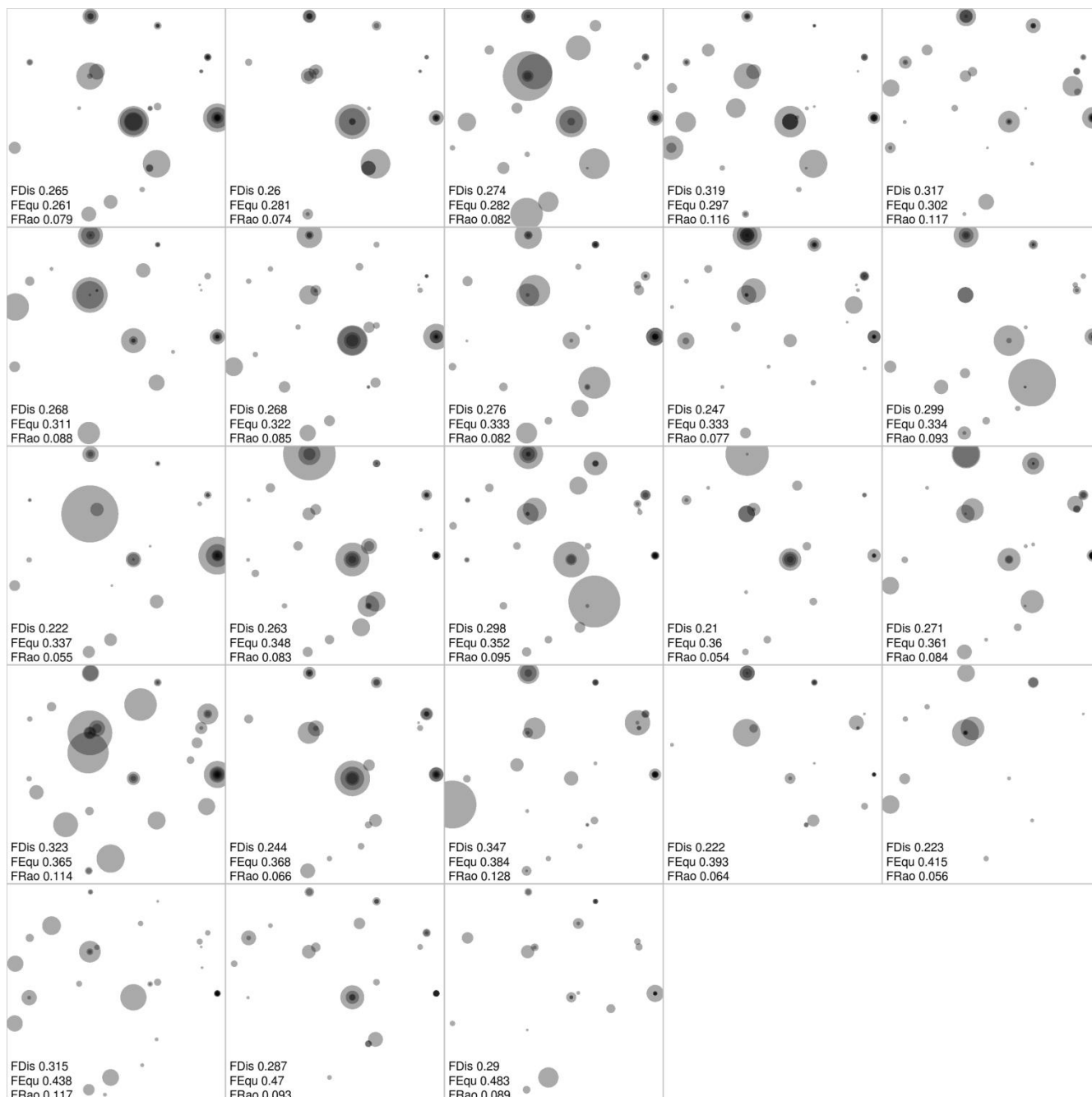


Figura 15 - Representação do espaço funcional de cada parcela. Os pontos correspondem às espécies em cada parcela e a sua dimensão é proporcional à sua abundância. As coordenadas dos pontos correspondem aos valores obtidos a partir de uma PCoA (Principal Coordinate Analysis) sobre a matriz das distâncias funcionais (distâncias de Gower). Os valores apresentados correspondem aos respectivos índices de diversidade funcional - equitabilidade funcional (FEqu), dispersão funcional (FDis) e índice Rao Q (FRao). Os gráficos estão ordenados pelo valor do índice de equitabilidade.

3.2.2 Índices de diversidade funcional e relação com a riqueza específica

A Figura 16 mostra a variação dos índices de diversidade funcional em função da riqueza específica, e significância da relação (em termos de R^2) face a dois modelos nulos: A) permutação das espécies na matriz espécies x características funcionais com objectivo de testar se os resultados obtidos são um artefacto do processo de classificação *per se*, ou se estão de facto associados às classificações usadas (MN1A); B) permutação das espécies entre parcelas, mantendo constantes o número de espécies em cada parcela e a frequência de cada espécie, para testar se a composição funcional em cada parcela é diferente da de comunidades funcionalmente aleatórias mas com a mesma riqueza específica e distribuição de abundâncias (MN1B).

Embora se observe uma relação forte entre a riqueza funcional e a riqueza específica ($R^2=0.72$), o modelo obtido não é diferente dos modelos aleatórios testados. Ou seja, a relação mantém-se mesmo em comunidades aleatórias ou usando classificações aleatórias.

O índice de equitabilidade funcional apresenta uma relação negativa com a riqueza específica ($R^2=0.22$). No entanto, a relação observada também se verificou nos modelos nulos testados, não tendo por isso significado biológico uma vez que não difere do que seria de esperar na ausência de qualquer processo.

Para os índices dispersão funcional e RaoQ foi observada uma relação positiva com a riqueza específica, mas ao contrário da equitabilidade funcional, o R^2 dos modelos é significativamente superior ao R^2 obtido nos modelos nulos, e que remete para um significado biológico.

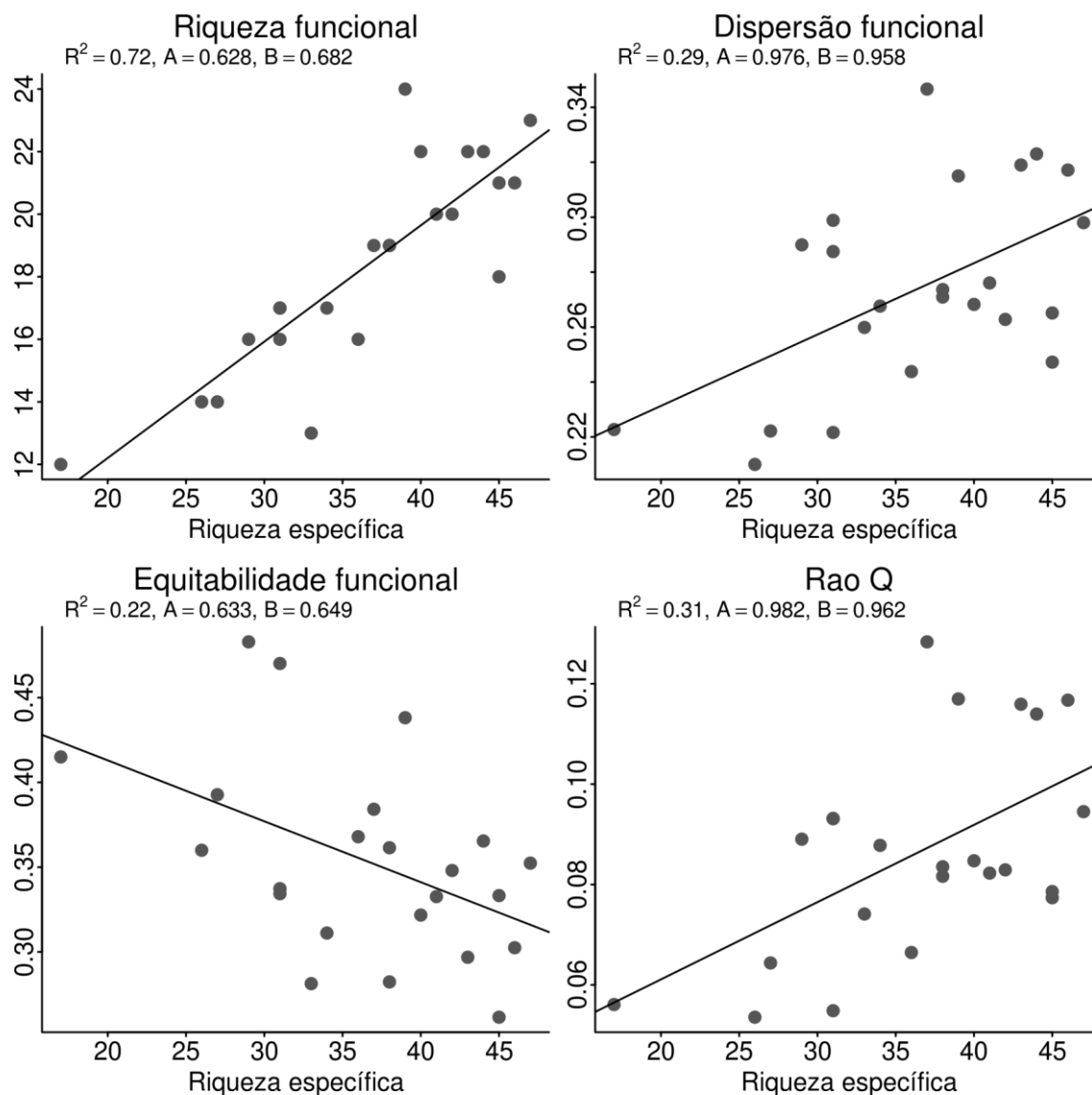


Figura 16 - Modelo linear da variação dos índices de diversidade funcional em função da riqueza de espécies. Em cada gráfico é indicado o valor do percentil do R^2 do modelo linear na distribuição dos R^2 de dois modelos nulos: **A** corresponde ao valor do percentil do modelo nulo em que foram permutadas as espécies na matriz espécies x características funcionais, mantendo as combinações das características (1000 permutações; MN1A); **B** corresponde ao percentil do modelo nulo em que foram permutadas as espécies entre parcelas (30x30m) mantendo constantes a riqueza específica de cada parcela e a frequência de cada espécie (1000 permutações; MN1B).

3.2.3 Resultados observados de diversidade funcional versus comunidades aleatórias

Na Figura 17 está representado o intervalo esperado dos valores dos índices de diversidade funcional quando se seleccionam conjuntos de espécies aleatórios, em função do número de espécies seleccionadas (MN2). Projectando as parcelas neste espaço, observa-se que no geral ficam localizadas dentro do intervalo esperado de variação dos resultados obtidos com comunidades aleatórias, e o mesmo se observa projectando as sub-parcelas e as unidades de amostragem (gráficos não apresentados). Contudo, é importante realçar três aspectos:

- a) No caso da dispersão funcional e índice RaoQ observa-se que a projecção das parcelas não segue o padrão do modelo nulo, i.e., uma recta horizontal, mas uma recta com um declive significativamente superior a zero, tal como se observa na Figura 16.
- b) A maioria das parcelas (n=19) situa-se abaixo dos valores médios (linha a preto) de um conjunto aleatório de espécies retiradas do *pool* regional de espécies, o que constitui um acontecimento muito improvável. Ou seja, observa-se uma tendência geral das parcelas estarem abaixo da média.
- c) A relação esperada pelo modelo nulo entre a riqueza específica e os índices dispersão funcional e RaoQ é nula, a linha a preto é horizontal, mas tal não sucede para a Equitabilidade funcional.
- d) Algumas das parcelas (n=3) apresentaram valores de dispersão e entropia funcional abaixo do esperado pelo modelo nulo.

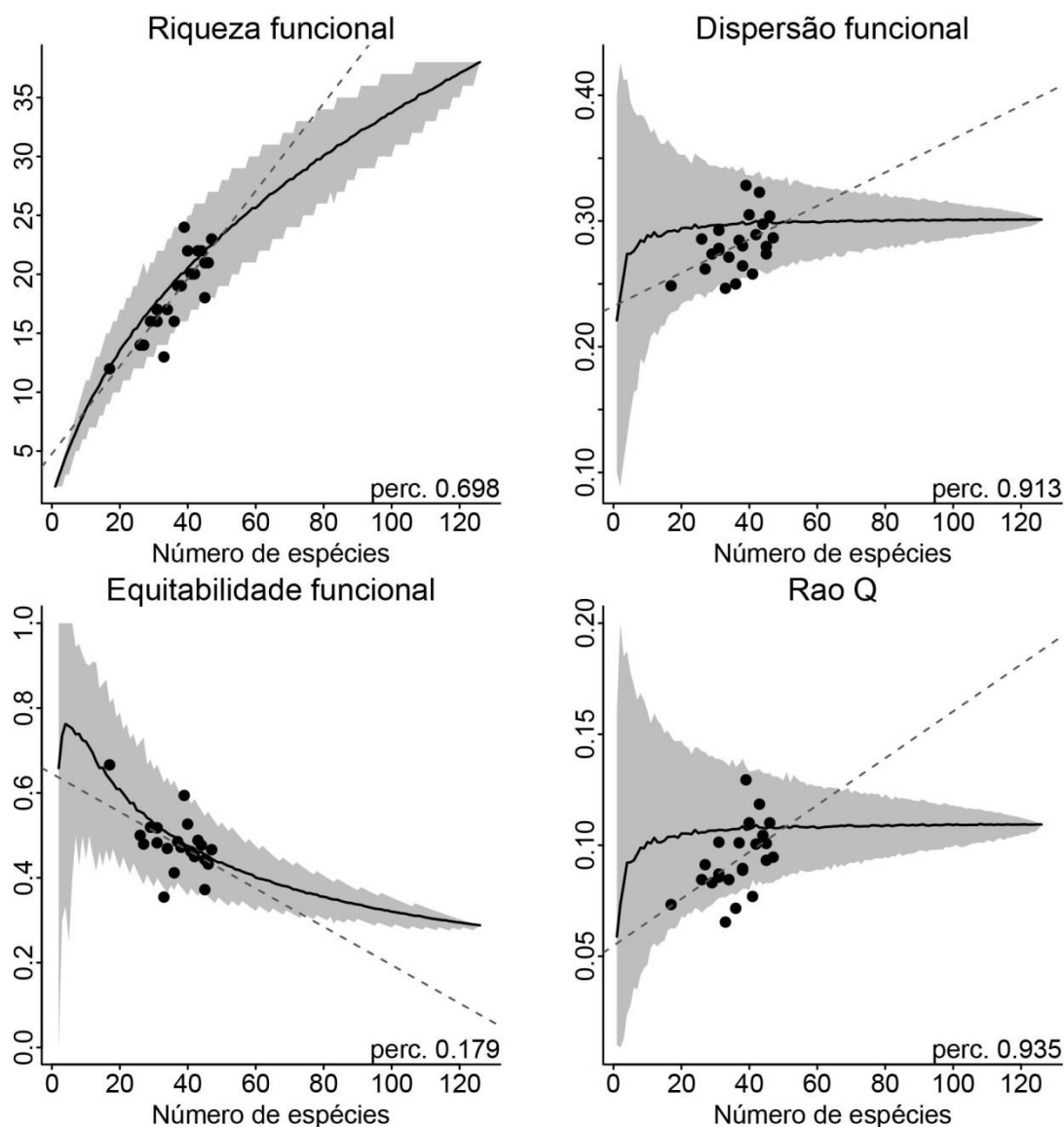


Figura 17 - Representação gráfica dos valores dos índices de diversidade funcional, calculados com base na selecção aleatória de subconjuntos de espécies ($S=2$ até $S=123$, eixo do X), assumindo igual cobertura para todas. A selecção foi repetida 100 vezes para cada valor de S . A linha preta corresponde aos valores médios obtidos para cada S e o sombreado representa o intervalo que engloba 95% dos valores obtidos nas 100 aleatorizações. Os círculos representam a projecção das parcelas reais neste espaço. A recta a tracejado corresponde ao modelo linear ajustado a esta nuvem de pontos. O valor apresentado corresponde ao percentil do R^2 do modelo linear em relação à distribuição dos R^2 do modelo nulo (MN2), em que foram permutadas as espécies entre parcelas (30x30m) mantendo constantes a riqueza específica de cada parcela e a frequência de cada espécie (1000 permutações). N.B. A nuvem de pontos não corresponde à figura anterior uma vez que as coberturas foram neste caso ignoradas.

3.3 Partição aditiva da diversidade

3.3.1 Partição da diversidade taxonómica

Na Figura 18 está representada a partição da diversidade taxonómica nas três escalas de amostragem através da contribuição relativa das componentes α e β para a diversidade regional (γ). Em relação à riqueza específica, a contribuição de α e β é semelhante quando se passa do nível da unidade de amostragem para o nível da sub-parcela e desta para o nível da parcela. Ou seja, os valores de α_1 , β_1 e β_2 são semelhantes. A maior contribuição corresponde ao β_3 e observa-se quando se passa do nível da parcela para o 4º nível - a paisagem. No entanto há que ter em atenção que α_4 corresponde à união das espécies de 23 parcelas enquanto que os α_3 (de cada parcela) correspondem à união de apenas 3 sub-parcelas (o valor representado é a média dos α_3 de todas as parcelas), logo é expectável que $\alpha_4 \gg \alpha_3$ e consequentemente β_3 é, por isso, muito mais elevado relativamente a β_2 e β_1 .

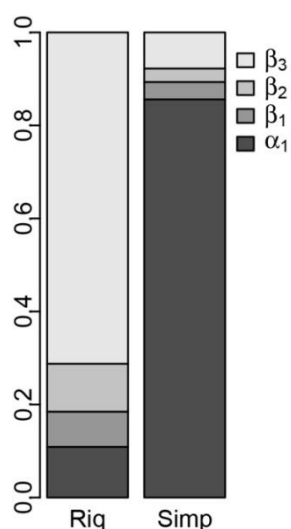


Figura 18 - Contribuição relativa das componentes de diversidade taxonómica α e β para a diversidade taxonómica regional (γ) em cada nível de amostragem; α_1 corresponde à média das contribuições da diversidade α de cada unidade de amostragem. β_1 corresponde à contribuição média da diversidade β quando se passa do nível 1 para o nível 2 de amostragem (sub-parcela) - por exemplo, no caso da riqueza específica, quantas espécies são acrescentadas quando se passa do nível 1 para o 2. β_2 corresponde à contribuição média da diversidade beta quando se passa do nível 2 para o nível 3 de amostragem (parcela). β_3 corresponde à contribuição média da diversidade beta quando se passa do nível 3 para o nível da paisagem (γ). No caso do índice Simpson foi utilizada a média da cobertura de cada espécie em cada nível.

A partição da diversidade taxonómica expressa através do índice de Simpson apresenta um padrão muito diferente da partição da riqueza específica. A contribuição de α ao nível da unidade de amostragem é muito elevada representando cerca de 85% da diversidade total, o que significa que equitabilidade é próxima do valor máximo logo no nível mais baixo da amostragem. Consequentemente, quando se passa para o nível da sub-parcela, e deste para a parcela ou deste para a paisagem, é adicionada pouca diversidade expressa através deste índice, e por isso β_1 , β_2 e β_3 apresentam valores muito baixos.

3.3.2 Padrões observados versus padrões gerados por modelos nulos

As permutações realizadas para testar a significância dos padrões de partição da diversidade taxonômica, mostram que tanto à escala local como à escala regional, os valores de β_1 , β_2 e β_3 são significativamente diferentes do que seria esperado num cenário aleatório (Tabela 5). Em particular, tendo como base o universo de cada parcela, ou seja o *pool* local de espécies, observa-se que a heterogeneidade dentro de cada sub-parcela (β_1) está abaixo do que seria de esperar pelo modelo nulo; contrariamente a heterogeneidade dentro da parcela (β_2) está acima do que seria de esperar. Tendo como base o universo regional, ou seja o *pool* regional de espécies, observa-se que a heterogeneidade entre parcelas (β_3) está acima do esperado. De salientar que apesar da elevada significância dos valores obtidos, a magnitude da diferença entre valores esperados e observados é baixa a nível local e alta a nível regional. Em resumo, existe uma estruturação da heterogeneidade à escala local, havendo uma clara diferenciação ao passar da ordem de grandeza dos decímetros para a ordem dos metros (da sub-parcela para a parcela). Contudo, qualquer uma destas escalas é muito homogênea quando comparada com a heterogeneidade que ocorre a nível regional, na ordem dos quilómetros.

Tabela 5 - Percentis dos valores observados de partição dos índices de diversidade taxonômica para cada nível hierárquico (β_1 , β_2 , β_3) em relação à distribuição dos valores obtidos por dois modelos nulos (MN3): modelo nulo ao nível da parcela (mn local) e modelo nulo ao nível regional (mn regional). Para os modelos, nulos foram permutadas as espécies entre unidades de amostragem ao nível da parcela (mn local), ou entre todas as parcelas (mn regional), mantendo constantes a riqueza específica de cada unidade de amostragem, bem como a frequência de cada espécie quer ao nível da parcela, quer ao nível regional (1000 permutações). Na linha inferior são apresentados os valores observados e o intervalo (mínimo - máximo) dos valores esperados; (*) indica os valores do percentil que são <5% e >95%; as setas indicam se o valor observado está acima ↑ ou abaixo ↓ do esperado pelos modelos nulos.

nível hierárquico	Riqueza		Simpson	
	mn local	mn regional	mn local	mn regional
β_1	0.00*↓ 9.61 [9.94 - 10.73]	-	0.003*↓ 0.036 [0.034 - 0.047]	-
β_2	1.00*↑ 13.07 [11.95 - 12.74]	-	1.00*↑ 0.028 [0.014 - 0.024]	-
β_3	-	1.00*↑ 90.48 [71.65 - 74.77]	-	1.00*↑ 0.074 [0.017-0.031]

3.3.3 Contribuição das espécies comuns e raras para a diversidade taxonómica

Na Figura 19 estão representadas as diferenças entre a partição da diversidade de dois grupos de espécies separados com base na sua frequência regional - comuns e raras. Da análise destes gráficos são de destacar os seguintes resultados:

- As espécies comuns apresentam uma contribuição relativa da diversidade α significativamente maior que as espécies raras ou medianamente frequentes, e o mesmo se observa em relação a θ_1 .
- Contrariamente, as espécies raras ou medianamente frequentes apresentam uma contribuição relativa de θ_2 significativamente maior que as espécies comuns.
- As diferenças observadas estão dependentes do valor de frequência utilizado para separar as espécies comuns das raras.

Resumindo, ao contrário da componente α , a componente θ apresenta uma diferença entre escalas, ou seja, as espécies comuns apresentam uma maior contribuição da diversidade θ da unidade de amostragem para as sub-parcelas, enquanto que as espécies raras ou menos frequentes têm uma maior contribuição de θ da sub-parcela para a parcela, o que indicia heterogeneidade a diferentes escalas nestes dois grupos.

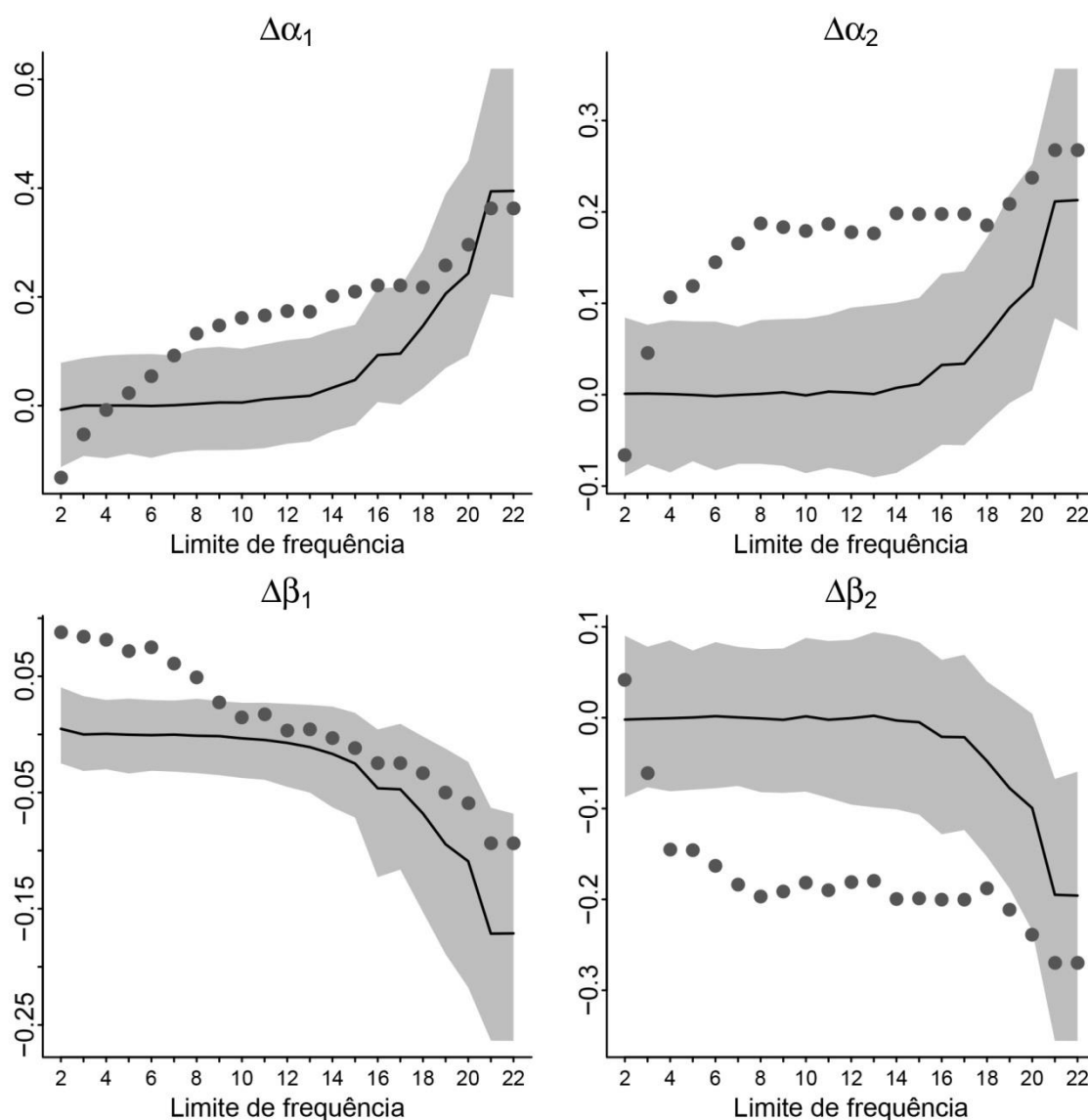


Figura 19 - Representação gráfica das diferenças entre a partição da diversidade das espécies comuns e raras. A classificação comum/rara foi feita com base no número de parcelas em que cada espécie ocorre, tendo sido ensaiados diferentes valores (eixo dos X, entre 1 e 23). O eixo dos Y representa a diferença da contribuição relativa de α ou β relativamente ao γ de cada grupo e varia entre 1 e -1. A linha a preto representa os valores médios do modelo nulo (MN4) em que se permutou a classificação das espécies, mantendo constantes o número de espécies em cada grupo. O sombreado representa o intervalo que engloba 95% dos valores obtidos em 1000 permutações realizadas em cada limite de frequência.

3.3.4 Partição da diversidade da diversidade funcional

Na Figura 20 está representada a partição da diversidade funcional nas três escalas de amostragem através da contribuição relativa das componentes α e β para a diversidade regional (γ). Em termos de riqueza funcional as componentes que mais contribuem para a diversidade γ são α_1 e β_3 , ou seja a riqueza de combinações únicas de características funcionais é maior no nível mais baixo de amostragem e quando se passa da parcela para a paisagem. No entanto, tal como referido para a partição da riqueza específica, há que ter em atenção que é expectável que $\beta_3 \gg \beta_2$ e $\beta_3 \gg \beta_1$ pela razão indicada em 1.3.1.

A diversidade funcional medida através do índice Rao Q apresenta um padrão semelhante ao índice Simpson, com α_1 a contribuir em maior percentagem (cerca 80%) para a diversidade regional, o que resulta numa baixa contribuição das componentes β_1 , β_2 e β_3 .

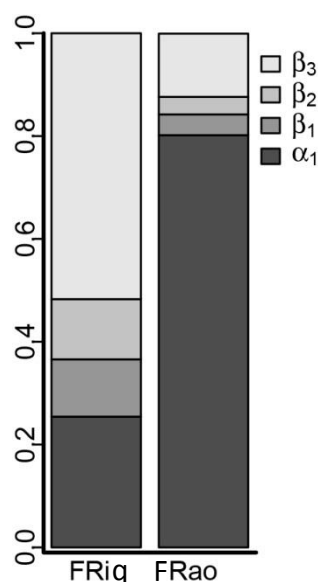


Figura 20 - Contribuição relativa das componentes de diversidade funcional α e β para a diversidade funcional regional (γ) em cada nível de amostragem; a diversidade funcional baseia-se no índice de riqueza funcional (FRIq) e no índice Rao Q (FRao). α_1 corresponde à média das contribuições da diversidade alfa de cada unidade de amostragem. β_1 corresponde à contribuição média da diversidade beta quando se passa do nível 1 para o nível 2 de amostragem (sub-parcela). β_2 corresponde à contribuição média da diversidade beta quando se passa do nível 2 para o nível 3 de amostragem (parcela). β_3 corresponde à contribuição média da diversidade beta quando se passa do nível 3 para o nível da paisagem (γ).

3.3.5 Padrões observados versus padrões gerados por modelos nulos

As permutações realizadas para testar a significância dos padrões de partição da diversidade funcional (Tabela 6), mostram à semelhança do que se foi observado para a diversidade taxonômica, que os valores de β_1 , β_2 e β_3 são significativamente diferentes do que seria esperado num cenário aleatório, tanto à escala local como à escala regional. Ou seja, tendo como base o nível da parcela, observa-se que a heterogeneidade dentro de cada sub-parcela (β_1) está abaixo do que seria de esperar, e que a heterogeneidade dentro da parcela (β_2) está acima do que seria de esperar pelo modelo nulo. Tendo como base o universo regional, observa-se que a heterogeneidade da diversidade funcional entre parcelas (β_3) está acima do que seria de esperar pelo modelo nulo. Da mesma forma, apesar da elevada significância dos valores obtidos, a magnitude da diferença entre valores esperados e observados é baixa ao nível local e alta ao nível regional (tabela 6).

Tabela 6 - Percentis dos valores observados de partição dos índices de diversidade funcional para cada nível hierárquico (β_1 , β_2 , β_3) em relação à distribuição dos valores obtidos por dois modelos nulos (MN3): modelo nulo ao nível da parcela (mn local) e modelo nulo ao nível regional (mn regional). Nos modelos nulos, foram permutadas as espécies entre unidades de amostragem ao nível da parcela (mn local), ou entre todas as parcelas (mn regional), mantendo constantes a riqueza específica de cada unidade de amostragem, bem como a frequência de cada espécie quer ao nível da parcela, quer ao nível regional (1000 permutações). Na linha inferior são apresentados os valores observados e o intervalo (mínimo - máximo) dos valores esperados; (*) indica os valores do percentil que são <5% e >95%; as setas indicam se o valor observado está acima ↑ ou abaixo ↓ do esperado pelos modelos nulos.

nível hierárquico	Riqueza Funcional		RaoQ	
	mn local	mn regional	mn local	mn regional
β_1	0.01*↓ 4.24 [4.19 - 4.69]	-	0.005*↓ 0.020 [0.018 - 0.027]	-
β_2	1.00*↑ 4.45 [3.92 - 4.44]	-	1.00*↑ 0.015 [0.007 - 0.015]	-
β_3	-	1.00*↑ 19.65 [13.35 - 15.04]	-	1.00*↑ 0.44 [0.007 - 0.020]

3.3.6 Comparação entre a partição da diversidade taxonómica e diversidade funcional

Quando se compara a partição da diversidade taxonómica com a partição da diversidade funcional (Figura 21), observa-se um padrão muito semelhante na contribuição das componentes α e β entre ambos os índices, embora no caso do índice Rao Q os valores sejam mais baixos. Este resultado reflecte que tanto do ponto de vista da diversidade taxonómica como da diversidade funcional, o valor esperado de dissimilaridade mais elevado ocorre no nível mais baixo de amostragem, o que implica que as outras componentes acrescentam pouca diversidade quando se passa para os outros níveis hierárquicos da amostragem. A semelhança dos padrões sugere também que é a distribuição das coberturas a principal responsável pelo padrão da diversidade funcional, uma vez que o mesmo padrão surge no índice de Simpson, análogo ao índice de RaoQ.

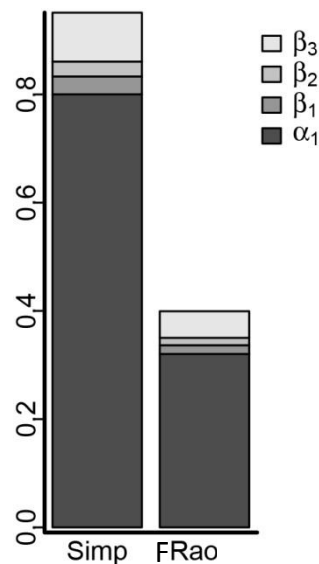


Figura 21 - Partição da diversidade taxonómica e partição da diversidade funcional, mostrando as contribuições absolutas da diversidade α e β em cada nível de amostragem. A diversidade taxonómica baseia-se no índice de Simpson (Simp) e a diversidade funcional no índice de Rao Q (FRao), ambos os índices são expressos numa escala de 0 a 1.

4 DISCUSSÃO

4.1 Resumo geral dos padrões obtidos e limitações à interpretação dos resultados

Este trabalho caracteriza a diversidade taxonómica e funcional de um sistema de pastagens mediterrânicas e a contribuição da diversidade α e β para a diversidade total da paisagem. Alguns dos padrões obtidos de diversidade α taxonómica e funcional, são semelhantes a outras pastagens mediterrânicas nomeadamente, elevada riqueza específica (Osem *et al.* 2002; Peco *et al.* 2012), domínio das famílias Asteraceae, Poaceae e Fabaceae (Noor Alhamad 2006; Bugalho *et al.* 2011) e irregularidade na distribuição das espécies no espaço funcional, que se reflecte no domínio de algumas combinações de características funcionais - espécies anuais com ou sem roseta basal de folhas (Castro *et al.* 2010; Pérez-Camacho *et al.* 2012). No que respeita à partição hierárquica da diversidade taxonómica, observou-se uma contribuição muito semelhante de α_1 , β_1 e β_2 para a diversidade funcional total medida através da riqueza específica. Contrariamente, a contribuição de α_1 para a diversidade funcional total foi superior à contribuição de β_1 e β_2 . Por outro lado, alguns dos padrões observados são diferentes dos esperados por modelos nulos e sugerem que nas pastagens de Castro Verde: a) ocorre uma baixa diversidade funcional à escala local; b) ocorre uma baixa redundância funcional do *pool* regional de espécies; c) observou-se uma estruturação da heterogeneidade taxonómica e funcional à escala local; d) e observou-se uma contribuição diferencial das espécies comuns e raras para a heterogeneidade local. Estes resultados indicam a actuação de processos ecológicos sobre as comunidades, possivelmente associados à perturbação por pastoreio ou à perturbação historicamente contínua.

Previamente à interpretação e discussão dos resultados é essencial ter em consideração alguns constrangimentos associados tanto ao esquema de amostragem, como aos dados recolhidos. A rede de pontos de amostragem não incluiu locais com ausência de pastoreio, pousios ou pastagens abandonadas, o que impediu testar os efeitos da perturbação, uma vez que não foram incluídos pontos “controlo”, ou seja não perturbados recentemente. Por outro lado, também não foi possível testar os efeitos da intensidade de pastoreio, dado que apenas foi obtida informação relativa ao encabeçamento, e esta mostrou-se insuficiente como índice da intensidade de pastoreio (gráficos não apresentados). No cálculo dos índices de diversidade funcional foram apenas utilizados atributos categóricos, o que limitou a análise do espaço funcional. No que respeita à partição da diversidade taxonómica e funcional, teria sido importante incluir mais níveis hierárquicos de amostragem, dado que se observou um grande “salto” do nível da parcela (escala local), para o nível da paisagem (escala regional). Por último, nas abordagens com modelos nulos assumiu-se que ao nível da paisagem não existem gradientes ambientais explícitos. No entanto, esta pode ser uma suposição razoável uma vez que, embora as parcelas mais próximas sejam mais parecidas entre si (e vice-versa), se observou uma forte dispersão dos valores de β a cada distância, o que mostra que a

associação entre a distância geográfica e o valor de θ não é muito forte, podendo ser negligenciadas as diferenças ambientais entre parcelas.

4.2 Baixa diversidade funcional à escala local

O conjunto das parcelas apresentou tendencialmente uma dispersão e entropia funcional abaixo da média expectável para a área de estudo, o que sugere a convergência funcional das comunidades à escala local. Este padrão foi observado em todos os níveis hierárquicos da amostragem e poderá ser resultado de um processo de *environmental filtering* que actuou como um filtro sobre as comunidades ao nível da parcela, reduzindo a diversidade funcional e conduzindo à convergência das características funcionais (Laliberté *et al.* 2010; Laliberté *et al.* 2013). A actuação deste processo ocorreu possivelmente devido à perturbação por pastoreio que estará a limitar o estabelecimento de plantas com características funcionais específicas, o que conduz a uma diminuição da dispersão e entropia funcional (Mouillot *et al.* 2013; Laliberté *et al.* 2013). Importa também realçar que algumas das parcelas apresentaram valores de dispersão e entropia funcional abaixo do intervalo de 95% esperado pelo modelo nulo. Possivelmente, uma maior perturbação por pastoreio aumentou possivelmente o grau de convergência destas comunidades, acabando por excluir espécies, e consequentemente diminuindo também em maior grau a divergência e entropia funcional (Pakeman *et al.* 2011; Pakeman & Eastwood 2013; Laliberté *et al.* 2013).

As parcelas com maior riqueza específica apresentaram tendencialmente uma maior dispersão e entropia funcional, o que contraria o padrão esperado para estes índices de diversidade funcional - independência relativamente à riqueza específica (Laliberté & Legendre 2010). Isto sugere a actuação de um processo de *limiting similarity*, por exemplo competição, uma vez que espécies parecidas funcionalmente parecem estar a ser excluídas das comunidades ao nível da parcela, o que se traduz num aumento da dispersão e entropia funcional com o aumento do número de espécies (Mouillot *et al.* 2013). Poderia pensar-se na hipótese de artefacto, contudo o valor do índice aumenta quando se retiram espécies próximas do centróide (funcionalmente semelhantes), ou seja, faz aumentar a dispersão das espécies no espaço funcional, o que corresponde a um sinal ecológico e não a um artefacto metodológico (Laliberté & Legendre 2010).

Sintetizando, por um lado parece estar a ocorrer um processo de *environmental filtering* que reduz a amplitude “potencial” dos seus atributos com base no *pool* regional de espécies, e consequentemente conduz à convergência funcional das comunidades. Por outro, é possível que a actuação simultânea de um processo de *limiting similarity*, esteja a limitar a convergência funcional das comunidades à escala local, impondo-lhe um máximo. A actuação de um processo de *environmental filtering* é possivelmente o processo dominante a actuar sobre as comunidades (Wilson & Stubbs 2012), contudo não é de excluir a actuação simultânea de processos de *limiting similarity* tal como observado por (Laliberté *et al.* 2013) num

sistema de pastagens. Resumindo, o elenco de espécies ao nível da parcela parece estar a ser controlado tanto por um filtro ambiental, como pelas interações entre espécies à escala local.

4.3 Baixa redundância funcional do *pool* regional de espécies

A relação linear entre a riqueza específica e a diversidade funcional das parcelas, medida através dos índices de dispersão e entropia funcional, sugere a existência de uma baixa redundância funcional (Flynn *et al.* 2009) no *pool* de espécies do sistema de pastagens de Castro Verde para as características funcionais estudadas. Esta covariação ocorre possivelmente devido ao elevado número de combinações únicas de atributos, ou seja, representadas apenas por uma única espécie face ao número total de combinações (20 em 38). Este padrão indicia alguma vulnerabilidade deste ecossistema a situações que possam conduzir à perda de espécies, por exemplo elevada intensidade de uso do solo, uma vez que ocorre em paralelo perda de diversidade funcional, o que poderá conduzir à perturbação das funções do ecossistema (Flynn *et al.* 2009; Mayfield *et al.* 2010).

A dependência entre estas duas variáveis não é expectável neste tipo de ecossistemas, uma vez que as pastagens mediterrânicas são consideradas ecossistemas resilientes à perturbação (Golodets *et al.* 2011), sendo caracterizados por um desacoplamento entre a diversidade funcional e a diversidade taxonómica (Carmona *et al.* 2012). Contudo, uma situação de elevada intensidade de uso do solo ou a actuação de uma perturbação historicamente contínua podem conduzir à actuação de filtros ambientais mais fortes, diminuindo a redundância funcional (Katovai *et al.* 2012). Carmona *et al.* (2012) observaram que em pastagens mediterrânicas, em locais com maior aridez, uma intensidade elevada de pastoreio conduziu à diminuição da redundância funcional. Nestas condições específicas, elevada perturbação em locais muito secos, os autores observaram uma relação linear entre a diversidade taxonómica e a diversidade funcional, contrastando com a estabilidade da diversidade funcional nas condições opostas - perturbação menos intensa em locais com maior aridez e perturbação intensa em locais com menor aridez. O resultado obtido neste trabalho é semelhante ao observado no presente trabalho, o que sugere que a causa provável pode também ser semelhante - uma intensidade elevada de pastoreio pode estar a condicionar a relação entre a diversidade taxonómica e a diversidade funcional. No entanto, há que ter em atenção que a redundância funcional deve ser analisada com base num conjunto específico de características funcionais (*effect traits*), que afectem funções específicas dos ecossistemas, por exemplo produtividade primária, reciclagem de nutrientes, etc. (Laliberté *et al.* 2013). Neste trabalho a escolha das características funcionais foi realizada com base na resposta (*response traits*) ao pastoreio, pelo que uma eventual perda de diversidade funcional pode não afectar as funções destes ecossistemas, pelo menos directamente. Pode contudo afectar a capacidade de resposta do ecossistema face a perturbações, uma vez que comunidades com uma baixa diversidade de respostas têm mais dificuldade de retornar ao estado inicial após uma perturbação, ou seja pode afectar a resiliência do ecossistema (Laliberté *et al.* 2010; Pillar *et al.* 2013).

4.4 Estruturação da heterogeneidade taxonómica e funcional à escala local

O sistema de pastagens de Castro Verde apresentou uma estruturação da heterogeneidade taxonómica e funcional à escala local, que se expressa quando se passa do nível da sub-parcela para a parcela. Uma heterogeneidade mais baixa do que seria expectável ao nível da sub-parcela, contrasta com uma heterogeneidade mais elevada do que seria expectável ao nível da parcela. Esta estruturação poderá ser devida à acção do pastoreio sobre as comunidades tal como observado por Golodets *et al.* (2011) também em pastagens mediterrânicas. À escala da parcela, a herbivoria, pisoteio e deposição de excrementos pode acentuar a heterogeneidade natural das comunidades (Adler *et al.* 2001; Golodets *et al.* 2011), mas à escala da sub-parcela pode conduzir à sua homogeneização taxonómica e funcional (Adler *et al.* 2001). De facto, o pastoreio interfere com os processos de *limiting similarity*, alterando a relação de competição entre as espécies, podendo aumentar a dominância de algumas espécies face a outras e vice-versa (Golodets *et al.* 2011), mas acentua também processos de *environmental filtering* (Laliberté *et al.* 2013), aumentando a equitabilidade (Hillebrand *et al.* 2008) e conduzindo à convergência funcional das comunidades (Laliberté *et al.* 2013).

4.5 Contribuição diferencial das espécies comuns e raras para a heterogeneidade à escala local

As espécies raras revelaram-se contribuidores mais importantes que as comuns para a diversidade taxonómica à escala da parcela, enquanto que as espécies comuns são mais importantes que as raras à escala da sub-parcela, o que coloca a hipótese de que a estruturação da heterogeneidade à escala local depende do nível de raridade regional. Este padrão parece significar que as espécies regionalmente raras ou pouco frequentes, são também localmente muito pontuais, formando núcleos populacionais muito pouco abundantes ou ocupando pequenas áreas (Figura 22; A). Este padrão pode possivelmente ser causado por limitações nas características funcionais relacionadas com a dispersão ou com o estabelecimento destas espécies raras.

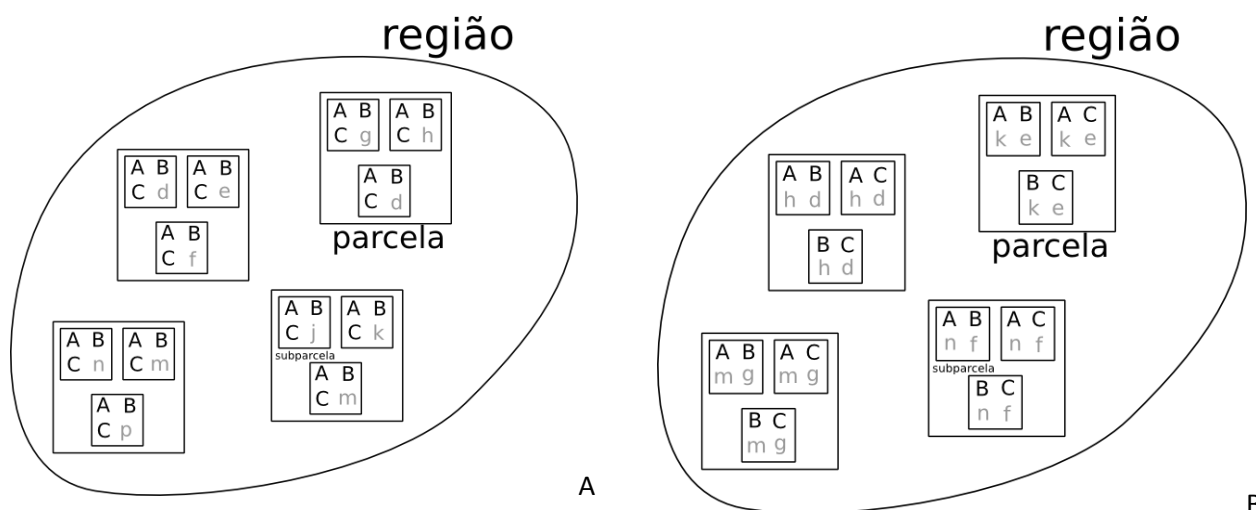


Figura 22 - Esquema teórico ilustrando dois possíveis padrões relativamente à dicotomia entre espécies comuns e raras. A) Padrão observado neste trabalho - as espécies comuns, i.e., que ocorrem em todas as parcelas (letras maiúsculas), ocorrem também em todas as sub-parcelas de cada parcela, não contribuindo para a heterogeneidade ao nível da parcela. Contrariamente, as espécies raras, i.e., que ocorrem em apenas uma ou duas parcelas (letras minúsculas), são também raras ao nível da parcela porque ocorrem em apenas uma sub-parcela, sendo por isso os maiores contribuidores para a heterogeneidade ao nível local. B) Padrão não observado - as espécies comuns, i.e., que ocorrem em todas as parcelas, não ocorrem em todas as sub-parcelas da mesma parcela, contribuindo para a heterogeneidade ao nível da parcela. Contrariamente, as espécies raras que ocorrem apenas numa parcela, são localmente abundantes ao nível da parcela, não contribuindo para a heterogeneidade ao nível da parcela.

4.6 Conclusões gerais e questões a desenvolver

Na descrição dos padrões de diversidade do sistema de pastagens mediterrânicas de Castro Verde seguiram-se abordagens recentes ao estudo da diversidade biológica - o cruzamento da informação de duas facetas da diversidade, taxonómica e funcional, a análise dos padrões a diferentes escalas através da partição aditiva da diversidade, e os testes com modelos nulos. Alguns dos padrões observados, por exemplo baixa dispersão funcional e baixa redundância funcional, sugerem a actuação de processos ecológicos sobre o *pool* regional de espécies. Por outro lado, estes mesmos padrões parecem contrariar um pouco a ideia de que os ecossistemas mediterrânicos, e em particular as pastagens mediterrânicas, são resilientes à perturbação (Lavorel 1999; Golodets *et al.* 2011). É provável que os padrões observados sejam resultado não só da actual perturbação por pastoreio mas de uma perturbação historicamente contínua, resultado de uma sucessão de prolongadas alterações de uso de solo - desflorestação → cultivo de cereal → pastoreio. É, contudo, limitada a interpretação dos resultados face às condicionantes metodológicas enumeradas na introdução deste capítulo. Para procurar confirmar esta hipótese será importante tentar responder às seguintes questões no seguimento deste trabalho:

- 1) A perturbação contínua conduziu à actuação de filtros ambientais mais fortes, que reduziram a diversidade funcional do sistema de pastagens mediterrânicas de Castro Verde?

- 2) A perturbação contínua fez diminuir a redundância funcional e a *response diversity* do *pool* regional de espécies?
- 3) O *pool* regional de espécies das pastagens de Castro Verde apresenta menor diversidade funcional que outros sistemas de pastagens mediterrânicos?
- 4) Qual o papel das espécies raras ou menos frequentes na resiliência destas comunidades? A dispersão funcional das espécies raras será maior que o das espécies comuns? São elas que contribuem mais para o *response diversity* do ecossistema?

4.7 Contributos para a gestão e conservação das pastagens mediterrânicas

A intensidade de uso da terra, por exemplo de pastoreio, é um dos mais importantes factores que conduzem à perda de espécies e ao decréscimo da diversidade funcional (Carmona *et al.* 2012). Neste contexto, é importante quantificar e prever os efeitos deste tipo de perturbação nos padrões de diversidade de modo a gerir correctamente os ecossistemas e a conservar espécies e comunidades (Mouillot *et al.* 2013). Contudo, as diferentes facetas da diversidade (taxonómica, funcional, filogenética, etc) podem responder de forma diferente à intensidade da perturbação (Carmona *et al.* 2012), sendo por isso importante uma abordagem multi-facetada do estudo dos padrões de diversidade, que permita inferir os processos ecológicos que estão a influenciar a composição, estrutura e a dinâmica das comunidades (Pavoine & Bonsall 2011). Por outro lado a partição aditiva da diversidade é uma abordagem recente que permite a análise dos padrões de diversidade das suas diferentes facetas através da escala espacial e temporal, o que permite uma análise mais realista dos padrões e consequentemente dos processos a actuar (de Bello *et al.* 2009).

As pastagens mediterrânicas são caracterizadas por uma elevada diversidade taxonómica e considerados ecossistemas resilientes à perturbação humana (Lavorel 1999; Golodets *et al.* 2011). Contudo, trabalhos recentes mostram que em áreas de maior aridez, uma intensidade elevada de pastoreio (*overgrazing*), pode conduzir ao declínio da diversidade funcional destes ecossistemas, comprometendo provavelmente a sua resiliência e consequentemente a perda de algumas das suas funções (Carmona *et al.* 2012). Os resultados deste trabalho parecem indicar que possivelmente uma perturbação historicamente contínua ou uma intensidade elevada de pastoreio, alteram a natureza da relação entre a diversidade taxonómica e a diversidade funcional, o que sinaliza uma possível alteração na resiliência do sistema de pastagens de Castro Verde, que deverá ser futuramente estudada.

5 BIBLIOGRAFIA

- Aboling, S., Sternberg, M., Perevolotsky, A., & Kigel, J. 2008. Effects of cattle grazing timing and intensity on soil seed banks and regeneration strategies in a Mediterranean grassland. *Community Ecology* 9: 97-106.
- Adler, P.B., Raff, D.A., & Lauenroth, W.K. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.
- Alrababah, M.A., Alhamad, M.A., Suwaileh, A., & Al-Gharaibeh, M. 2007. Biodiversity of semi-arid Mediterranean grasslands: Impact of grazing and afforestation. *Applied Vegetation Science* 10: 257-264.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H. V, Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C., & Swenson, N.G. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- APG III 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E., & Harris, A.T. 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources* 29: 261-299.
- Atlas Climático Ibérico - Temperatura do Ar e Precipitação (1971-2000). 2011. Edição: Agencia Estatal de Meteorología de Espanha & Instituto de Meteorologia de Portugal.
- Augustine, D.J., & Frank, D.A. 2001. Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. *Ecology* 82: 3149-3162.
- Bakker, J.P., Leeuw, J. de, & Wieren, S.E. van. 1983. Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheepgrazing. *Vegetatio* 55: 153-161.
- Biswas, S.R., & Mallik, A.U. 2010. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology* 91: 28-35.
- Bonet, A., & Pausas, J.G. 2004. Species richness and cover along a 60-year chronosequence in old-fields of southeastern Spain. *Plant Ecology* 174: 257-270.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-540.
- Bugalho, M.N., Lecomte, X., Gonçalves, M., Caldeira, M.C., & Branco, M. 2011. Establishing grazing and grazing-excluded patches increases plant and invertebrate diversity in a Mediterranean oak woodland. *Forest Ecology and Management* 261: 2133-2139.
- Cadotte, M.W. 2007. Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology* 88: 823-9.
- Cadotte, M.W. 2011. The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. *Journal of Applied Ecology* 48: 1067-1069.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087.
- Carmel, Y., & Kadmon, R. 1999. Effects of grazing and topography on long-term vegetation changes in a Mediterranean ecosystem in Israel. *Plant Ecology* 145: 243-254.
- Carmona, C., Azcárate, F., de Bello, F., Ollero, H., & Leps, J. 2012. Taxonomical and functional diversity turnover in Mediterranean grasslands: interactions between grazing, habitat type and rainfall. *Journal of Applied Ecology* 49: 1084-1093.
- Castro, H., Lehsten, V., Lavorel, S., & Freitas, H. 2010. Functional response traits in relation to land use change in the Montado. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137: 183-191.
- Castroviejo, S. et al. (Ed.) 1986-2014. Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica, e Islas Baleares. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.

- Chiarucci, A., Bacaro, G., & Scheiner, S.M. 2011. Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 366: 2426-37.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H., Morgan, H.D., van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cornwell, W.K., Schwillk, L.D.W., & Ackerly, D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465-71.
- Crawley, M.J., & Harral, J.E. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science* 864: 864-868.
- Crist, T.O., Veech, J. a, Gering, J.C., & Summerville, K.S. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *The American Naturalist* 162: 734-43.
- de Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C.N., Lepš, J., & Thuiller, W. 2010. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science* 21: 992-1000.
- de Bello, F., Lepš, J., & Sebastià, M.-T. 2007. Grazing effects on the species-area relationship: Variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science* 18: 25-34.
- de Bello, F., Price, J.N., Münkemüller, T., Liira, J., Zobel, M., Thuiller, W., Gerhold, P., Götzenberger, L., Lavergne, S., Lepš, J., Zobel, K., & Pärtel, M. 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology* 93: 2263-73.
- de Bello, F., Thuiller, W., Lepš, J., Choler, P., Clément, J.-C., Macek, P., Sebastià, M.-T., & Lavorel, S. 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science* 20: 475-486.
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646-655.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casonoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., & Campbell, B.D. 2007. Plant trait responses to grazing -a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341.
- Díaz, S., Noy-Meir, I., & Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits ? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508.
- Dinnage, R. 2009. Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system. *PloS One* 4: e7071.
- Dornelas, M. 2010. Disturbance and change in biodiversity. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 365: 3719-27.
- Ferreira, D. de B. 2001. Evolução da paisagem de montado no Alentejo Interior ao longo do século XX: Dinâmica e incidências ambientais. *Finisterra* XXXVI: 179-193.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., & DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22-33.
- Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M., Davies, T.J., Cowling, R.M., Faith, D.P., Balmford, A., Manning, J.C., Procheş, S., van der Bank, M., Reeves, G., Hedderson, T.A.J., & Savolainen, V. 2007. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature* 445: 757-60.
- Franco, J.A. & Afonso, M.L.R. 1994, 1998, 2003. Nova Flora de Portugal, Volume III (fascículos I, II e III). Escolar Editora. Lisboa.
- Franco, J.A. 1971, 1984. Nova Flora de Portugal, Volume I e II. Escolar Editora. Lisboa.

- Gering, J.C., & Crist, T.O. 2002. The alpha-beta-regional relationship : providing new insights into local - regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology Letters* 5: 433-444.
- Gering, J.C., Crist, T.O., & Veech, J.A. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales : implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* 17: 488-499.
- Golodets, C., Kigel, J., & Sternberg, M. 2011. Plant diversity partitioning in grazed Mediterranean grassland at multiple spatial and temporal scales. *Journal of Applied Ecology* 48: 1260-1268.
- Gotelli, N., & Entsminger, G. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. *Oecologia* 129: 281-291.
- Gotelli, N.J., & Graves, G.R. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., & Zobel, M. 2011. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x
- Haddad, N.M., Holyoak, M., Mata, T.M., Davies, K.F., Melbourne, B.A., & Preston, K. 2008. Species' traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity. *Ecology Letters* 11: 348-56.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, C.M., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Höglberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Siamantziouras, A.-S., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. & Lawton, J.H. 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hillebrand, H., Bennett, D.M., & Cadotte, M.W. 2008. Consequences of dominance: A review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89: 1510-1520.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Huston, M.A. 1999. Variation in the diversity of plants and animals local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S., & Loreau, M. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477: 199-202.
- Katovai, E., Burley, A.L., & Mayfield, M.M. 2012. Understory plant species and functional diversity in the degraded wet tropical forests of Kolombangara Island, Solomon Islands. *Biological Conservation* 145: 214-224.
- Koleff, P., Gaston, K.J., & Lennon, J.J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence. *Journal of Ecology* 72: 367-382.
- Kondoh, M. 2001. Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance unifying the relationships of species richness. *Proceedings of the Royal Society* 208: 268-271.
- Labiberté, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- Labiberté, E., & Shipley, B. 2011. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11.
- Labiberté, E., Norton, D.A., & Scott, D. 2013. Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scales . *Journal of Vegetation Science* 24: 834-842.

- Laliberté, E., Shipley, B., Norton, D.A., & Scott, D. 2012. Which plant traits determine abundance under long-term shifts in soil resource availability and grazing intensity? *Journal of Ecology* 100: 662-677.
- Laliberté, E., Wells, J.A., Declerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., McNamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S., Vesk, P.A., & Mayfield, M.M. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13: 76-86.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Lavelle, S. 1999. Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance. *Diversity and Distributions* 5: 3-13.
- Lavelle, S., McNamara, S., & Grigulis, K. 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? *Journal of Vegetation Science* 10: 661-672.
- Legendre, P., & Legendre, L. 2003. *Numerical Ecology*. Elsevier B.V.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology : the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters* 3: 73-76.
- MacArthur, R., Recher, H., & Cody, M. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* 100: 319-332.
- Mackey, R.L., & Currie, D.J. 2000. A re-examination of the expected effects of disturbance on diversity. *Oikos* 88: 483-493.
- Mackey, R.L., & Currie, D.J. 2001. The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology* 82: 3479-3492.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Malo, J.E., & Suárez, F. 1995. Cattle dung and the fate of *Biserrula pelecinus* L. (Leguminosae) in a Mediterranean pasture: seed dispersal, germination and recruitment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 118: 139-148.
- Manzano, P., & Malo, J.E. 2006. Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 244-248.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., & Functional, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., & Vesk, P. a. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography* 19: 423-431.
- Mokany, K., Ash, J., & Roxburgh, S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* 96: 884-893.
- Mouchet, M., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mason, N., Tomasini, J.-A., & Mouillot, D. 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos* 117: 794-800.
- Mouchet, M., Villéger, S., Mason, N.W., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867-876.
- Mouillot, D., Graham, N. a J., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 167-77.

- Münkemüller, T., de Bello, F., Meynard, C.N., Gravel, D., Lavergne, S., Mouillot, D., Mouquet, N., & Thuiller, W. 2011. From diversity indices to community assembly processes: a test with simulated data. *Ecography* 34: 001-013.
- Noor Alhamad, M. 2006. Ecological and species diversity of arid Mediterranean grazing land vegetation. *Journal of Arid Environments* 66: 698-715.
- Norman, N.W.H., MacGillivray, K., Stell, J., & Wilson, J.B. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.
- Noy-Meir, I., Gutman, M., & Kaplan, Y. 1989. Responses of mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G, Kindt, R., Legendre, P., O'Hara R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., & Wagner, H. 2011. Vegan: Community Ecology, Package. R package version 1.17-11. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olf, H., & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 261-265.
- Osem, Y., Perevolotsky, A., & Kigel, J. 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology* 90: 936-946.
- Pakeman, R.J., & Eastwood, A. 2013. Shifts in functional traits and functional diversity between vegetation and seed bank. *Journal of Vegetation Science* 24: 865-876.
- Pakeman, R.J., Lennon, J.J., & Brooker, R.W. 2011. Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. *Oecologia* 167: 209-18.
- Paula, S., Arianoutsou, M., Kazanis, D., Tavsanoğlu, Ç., Lloret, F., Buhk, C., Ojeda, F., Luna, B., Moreno, J.M., Rodrigo, A., Espelta, J.M., Palacio, S., Fernández-Santos, B., Fernandes, P.M., & Pausas, J.G. 2009. Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. *Ecology* 90: 1420.
- Pavoine, S., & Bonsall, M.B. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 86: 792-812.
- Peco, B., Carmona, C., de Pablos, I., & Azcárate, F. 2012. Effects of grazing abandonment on functional and taxonomic diversity of Mediterranean grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 152: 27-32.
- Peco, B., Espigares, T. & Levassor, C. 1998. Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean annual pastures. *Applied Vegetation Science* 1: 21-28.
- Peco, B., Pablos, I., Traba, J., & Levassor, C. 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology* 6: 175-183.
- Peet, R.K. 1974. The Measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285-307.
- Perevolotsky, A., & Seligman, N.G. 1998. Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems. *BioScience* 48: 1007-1017.
- Pérez-Camacho, L., Rebollo, S., Hernández-Santana, V., García-Salgado, G., Pavón-García, J., & Gómez-Sal, A. 2012. Plant functional trait responses to interannual rainfall variability, summer drought and seasonal grazing in Mediterranean herbaceous communities. *Functional Ecology* 26: 740-749.
- Petchey, O., Hector, A., & Gaston, K.J. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85: 847-857.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.

- Pillar, V.D., Blanco, C.C., Müller, S.C., Sosinski, E.E., Joner, F., & Duarte, L.D.S. 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 24: 963-974.
- Poos, M.S., Walker, S.C., & Jackson, D.A. 2009. Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. *Ecology* 90: 341-347.
- Porto, M., Correia, O., & Beja, P. 2011. Long-term consequences of mechanical fuel management for the conservation of Mediterranean forest herb communities. *Biodiversity & Conservation* 20: 632-643.
- Proulx, M., & Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79: 2581-2592.
- Puerto, A., Rico, M., Matías, M.D., & García, J.A. 1990. Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing intensity. *Journal of Vegetation Science* 1: 445-452.
- Purvis, A., & Hector, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405: 212-219.
- Putman, R.J., Fowler, A.D., & Tout, S. 1991. Patterns of use of ancient grassland by cattle and horses and effects on vegetational composition and structure. *Biological Conservation* 56: 329-347.
- R Development Core Team 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna Austria R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available: <http://www.R-project.org/>
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Ravolainen, V.T., Yoccoz, N.G., Bråthen, K.A., Ims, R.A., Iversen, M., & González, V.T. 2010. Additive partitioning of diversity reveals no scale-dependent impacts of large ungulates on the structure of tundra plant communities. *Ecosystems* 13: 157-170.
- Ricotta, C. 2005. Additive partitioning of Rao's quadratic diversity: a hierarchical approach. *Ecological Modelling* 183: 365-371.
- Sasaki, T., Okubo, S., Okayasu, T., Jamsran, U., Ohkuro, T., & Takeuchi, K. 2009a. Management applicability of the intermediate disturbance hypothesis across Mongolian rangeland ecosystems. *Ecological Applications* 19: 423-32.
- Sasaki, T., Okubo, S., Okayasu, T., Jamsran, U., Ohkuro, T., & Takeuchi, K. 2009b. Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Ecology* 90: 2598-608.
- Schamp, B.S., Chau, J., & Aarssen, L.W. 2008. Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. *Journal of Ecology* 96: 204-212.
- Scheiner, S.M., Chiarucci, A., Fox, G.A., Helmus, M.R., McGill, D.J., & Willig, M.R. 2011. The underpinnings of the relationship of species richness with space and time. *Ecological Monographs* 81: 195-213.
- Scherer-Lorenzen, M. 2008. Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. *Functional Ecology* 22: 547-555.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80: 469-484.
- Sokol, E.R., Benfield, E.F., Belden, L.K., & Maurice Valett, H. 2011. The assembly of ecological communities inferred from taxonomic and functional composition. *The American Naturalist* 177: 630-644.
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Ungar, E.D., & Kigel, J. 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology* 37: 224-237.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.

- Tilman, D., Reich, P.B., & Isbell, F. 2012. Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 10394-10397.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., & Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843-5.
- Tuomisto, H. 2010. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia* 164: 853-60.
- Veech, J.A., Summerville, K.S., Crist, T.O., & Gering, J.C. 2002. The additive partitioning of species diversity : recent revival of an old idea. *Oikos* 99: 3-9.
- Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12: 545-552.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-301.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Wagner, H.H., Wildi, O., & Ewald, K.C. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Research* 15: 219-227.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., & Bentivenga, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 366: 2403-2413.
- White, P.S., & Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399-450.
- Whittaker, R. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- Wilson, J.B., & Stubbs, W.J. 2012. Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh. *Journal of Ecology* 100: 210-221.
- Wilson, K.A., Underwood, E.C., Morrison, S.A., Klausmeyer, K.R., Murdoch, W.W., Reyers, B., Wardell-Johnson, G., Marquet, P.A., Rundel, P.W., McBride, M.F., Pressey, R.L., Bode, M., Hoekstra, J.M., Andelman, S., Looker, M., Rondinini, C., Kareiva, P., Shaw, M.R., & Possingham, H.P. 2007. Conserving biodiversity efficiently: what to do, where, and when. *PLoS Biology* 5: e223.
- Wright, J.P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P.B., Schmid, B., & Tilman, D. 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters* 9: 111-20.

6 ANEXOS

6.1 ANEXO I - Lista de *taxa*, características e atributos funcionais

Tabela 7 - Lista de *taxa* e respectivas características e atributos funcionais. A taxonomia e a nomenclatura das espécies baseou-se na Flora Iberica (Castroviejo *et al.* 1986-2014) e Nova Flora de Portugal (Franco, 1971, 1984; Franco & Afonso, 1994, 1998, 2003). A classificação taxonómica das famílias e ordens baseou-se no Angiosperm Phylogeny Group III (APGIII 2009). Foram considerados os seguintes atributos funcionais: **Tipo biológico**: caméfito (C), geófito (G), hemicriptófito (H), terófito (A); **Forma de crescimento**: roseta basal (R), cespitoso (C), subarrosetado (S), erecta com folhas (E), trepadora ou escandente (T), decumbente, ascendente ou prostrada (D); **Clonalidade**: estolhoso ou rizomas (E), rizomas curtos (R), não clonal (N); **Altura**: pequena < ou igual 40cm (S), alta > 40 cm (T), versátil (V); **Estratégia de dispersão**: anemocoria (A), autocoria (B), ectozoocoria (E), mimercooria (M), endozoocoria (N).

<i>Taxon</i>	Família	Ordem	Tipo Biológico	Forma de crescimento	Clonalidade	Altura	Estratégia de dispersão
<i>Aira cupaniana</i> Guss.	Poaceae	POALES	A	S	N	S	A
<i>Alyssum granatense</i> Boiss. & Reut.	Brassicaceae	BRASSICALES	A	E	N	S	B
<i>Ammi majus</i> L.	Apiaceae	APIALES	A	S	N	V	B
<i>Anagallis arvensis</i> L.	Primulaceae	ERICALES	A	E	N	S	B
<i>Andryala arenaria</i> (DC.) Boiss. & Reut.	Asteraceae	ASTERALES	A	S	N	V	B
<i>Andryala integrifolia</i> L.	Asteraceae	ASTERALES	H	E	N	V	B
<i>Arisarum simorrhinum</i> Durieu	Araceae	ALISMATALES	G	R	R	S	N
<i>Astragalus cymbaearpos</i> Brot.	Fabaceae	FABALES	A	D	N	S	B
<i>Astragalus pelecinus</i> (L.) Barneby subsp. <i>pelecinus</i>	Fabaceae	FABALES	A	D	N	S	B
<i>Avena barbata</i> Link	Poaceae	POALES	A	S	N	T	E
<i>Blackstonia perfoliata</i> (L.) Huds.	Gentianaceae	GENTIANALES	A	S	N	S	B
<i>Brachypodium distachyon</i> (L.) P.Beauv.	Poaceae	POALES	A	S	N	S	E
<i>Brassica barraelieri</i> (L.) Janka	Brassicaceae	BRASSICALES	A	R	N	V	B
<i>Briza maxima</i> L.	Poaceae	POALES	A	S	N	V	A
<i>Briza minor</i> L.	Poaceae	POALES	A	S	N	S	A
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	Poaceae	POALES	A	S	N	S	E
<i>Bromus madritensis</i> L.	Poaceae	POALES	A	S	N	V	E
<i>Bromus rigidus</i> Roth	Poaceae	POALES	A	S	N	S	E
<i>Bromus rubens</i> L.	Poaceae	POALES	A	S	N	V	E
<i>Calendula arvensis</i> L.	Asteraceae	ASTERALES	A	S	N	V	E

Taxon	Família	Ordem	Tipo Biológico	Forma de crescimento	Clonalidade	Altura	Estratégia de dispersão
<i>Campanula lusitanica</i> L. subsp. <i>lusitanica</i>	Campanulaceae	ASTERALES	A	E	N	S	B
<i>Carduus tenuiflorus</i> Curtis	Asteraceae	ASTERALES	A	E	N	V	A
<i>Carlina racemosa</i> L.	Asteraceae	ASTERALES	A	S	N	S	E
<i>Centaurium erythraea</i> Rafn	Gentianaceae	GENTIANALES	H	S	N	S	B
<i>Centaurium maritimum</i> (L.) Fritsch	Gentianaceae	GENTIANALES	A	S	N	S	B
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Caryophyllaceae	CARYOPHYLLALES	A	E	N	S	B
<i>Chamaemelum fuscatum</i> (Brot.) Vasc.	Asteraceae	ASTERALES	A	E	N	S	B
<i>Chamaemelum mixtum</i> (L.) All.	Asteraceae	ASTERALES	A	E	N	V	B
<i>Chamaemelum nobile</i> (L.) All.	Asteraceae	ASTERALES	A	S	N	S	B
<i>Chrysanthemum segetum</i> L.	Asteraceae	ASTERALES	A	S	N	S	B
<i>Coronilla repanda</i> (Poir.) Guss.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	A
<i>Corrigiola litoralis</i> L.	Caryophyllaceae	CARYOPHYLLALES	A	D	N	S	B
<i>Crassula tillaea</i> Lest.-Garl.	Crassulaceae	SAXIFRAGALES	A	E	N	S	B
<i>Crepis vesicaria</i> L. subsp. <i>taraxacifolia</i> (Thuill.) Thell.	Asteraceae	ASTERALES	H	S	N	V	A
<i>Cynara algarbiensis</i> Mariz	Asteraceae	ASTERALES	H	S	N	T	A
<i>Cynara humilis</i> L.	Asteraceae	ASTERALES	H	S	N	V	A
<i>Daucus crinitus</i> Desf.	Apiaceae	APIALES	H	S	N	V	E
<i>Diplotaxis catholica</i> (L.) DC.	Brassicaceae	BRASSICALES	A	S	N	V	B
<i>Echium plantagineum</i> L.	Boraginaceae	BORAGINALES	A	S	N	V	B
<i>Erodium botrys</i> (Cav.) Bertol.	Geraniaceae	GERANIALES	A	S	N	V	E
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér.	Geraniaceae	GERANIALES	A	S	N	V	E
<i>Erodium moschatum</i> (L.) L'Hér.	Geraniaceae	GERANIALES	A	S	N	V	E
<i>Eryngium campestre</i> L.	Apiaceae	APIALES	H	S	N	V	E
<i>Euphorbia exigua</i> L.	Euphorbiaceae	MALPIGHIALES	A	E	N	S	M
<i>Evax lusitanica</i> Samp.	Asteraceae	ASTERALES	A	R	N	S	B
<i>Filago pyramidata</i> L.	Asteraceae	ASTERALES	A	E	N	S	A
<i>Galactites tomentosus</i> Moench	Asteraceae	ASTERALES	A	S	N	V	A
<i>Galium parisiense</i> L.	Rubiaceae	GENTIANALES	A	C	N	S	B
<i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P.Beauv.	Poaceae	POALES	A	E	N	S	B

Taxon	Família	Ordem	Tipo Biológico	Forma de crescimento	Clonalidade	Altura	Estratégia de dispersão
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	Geraniaceae	GERANIALES	A	S	N	S	B
<i>Gynandris sisyrinchium</i> (L.) Parl.	Iridaceae	ASPARAGALES	G	R	R	S	B
<i>Hedypnois cretica</i> (L.) Dum.-Courset	Asteraceae	ASTERALES	A	S	N	S	E
<i>Holcus annuus</i> C.A.Mey.	Poaceae	POALES	A	E	N	S	B
<i>Hordeum murinum</i> L.	Poaceae	POALES	A	E	N	S	E
<i>Hymenocarpus lotoides</i> (L.) Vis.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	B
<i>Hypericum humifusum</i> L.	Hypericaceae	MALPIGHIALES	H	E	R	S	B
<i>Hypochaeris glabra</i> L.	Asteraceae	ASTERALES	A	R	N	S	A
<i>Isoetes histrix</i> Bory	Isoetaceae	ISOETALES	G	R	N	S	B
<i>Jasione montana</i> L.	Campanulaceae	ASTERALES	A	E	N	S	B
<i>Juncus bufonius</i> L.	Juncaceae	POALES	A	R	N	S	B
<i>Juncus capitatus</i> Weigel	Juncaceae	POALES	A	R	N	S	B
<i>Lamarckia aurea</i> (L.) Moench	Poaceae	POALES	A	S	N	S	A
<i>Lathyrus angulatus</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	B
<i>Leontodon taraxacoides</i> (Vill.) Méral	Asteraceae	ASTERALES	A	R	N	S	A
<i>Logfia gallica</i> (L.) Coss. & Germ.	Asteraceae	ASTERALES	A	E	N	S	A
<i>Lolium rigidum</i> Gaudin subsp. <i>rigidum</i>	Poaceae	POALES	A	S	N	S	A
<i>Lolium temulentum</i> L.	Poaceae	POALES	A	S	N	S	A
<i>Lotus conimbricensis</i> Brot.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	B
<i>Lotus parviflorus</i> Desf.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	B
<i>Lythrum borysthenticum</i> (Schrank) Litv.	Lythraceae	MYRTALES	A	E	N	S	B
<i>Medicago minima</i> (L.) L.	Fabaceae	FABALES	A	D	N	S	E
<i>Medicago polymorpha</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	D	N	S	E
<i>Mentha pulegium</i> L.	Lamiaceae	LAMIALES	H	E	E	S	B
<i>Molineriella laevis</i> (Brot.) Rouy	Poaceae	POALES	A	S	N	S	B
<i>Ornithopus compressus</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	D	N	S	B
<i>Ornithopus pinnatus</i> (Mill.) Druce	Fabaceae	FABALES	A	D	N	S	B
<i>Parentucellia viscosa</i> (L.) Caruel	Orobanchaceae	LAMIALES	A	E	N	S	B
<i>Paronychia argentea</i> Lam.	Caryophyllaceae	CARYOPHYLLALES	C	D	N	S	B

Taxon	Família	Ordem	Tipo Biológico	Forma de crescimento	Clonalidade	Altura	Estratégia de dispersão
<i>Paronychia echinulata</i> Chater var. <i>echinulata</i>	Caryophyllaceae	CARYOPHYLLALES	A	D	N	S	B
<i>Phalaris canariensis</i> L.	Poaceae	POALES	A	T	N	T	E
<i>Plantago afra</i> L. var. <i>afra</i>	Plantaginaceae	LAMIALES	A	E	N	S	A
<i>Plantago coronopus</i> L.	Plantaginaceae	LAMIALES	A	R	N	S	A
<i>Plantago lagopus</i> L.	Plantaginaceae	LAMIALES	A	R	N	S	A
<i>Poa bulbosa</i> L.	Poaceae	POALES	H	T	N	S	A
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	Caryophyllaceae	CARYOPHYLLALES	A	D	N	S	B
<i>Pulicaria paludosa</i> Link	Asteraceae	ASTERALES	A	E	N	T	A
<i>Ranunculus</i> sp.	Ranunculaceae	RANUNCULALES	H	R	E	S	B
<i>Raphanus raphanistrum</i> L. subsp. <i>raphanistrum</i>	Brassicaceae	BRASSICALES	A	S	N	S	B
<i>Reichardia intermedia</i> (Sch.Bip.) Cout.	Asteraceae	ASTERALES	A	S	N	V	A
<i>Rumex acetosella</i> L. subsp. <i>angiocarpus</i> (Murb.)	Polygonaceae	CARYOPHYLLALES	H	S	E	S	A
<i>Rumex bucephalophorus</i> L.	Polygonaceae	CARYOPHYLLALES	A	S	N	S	E
<i>Rumex induratus</i> Boiss. & Reut.	Polygonaceae	CARYOPHYLLALES	C	E	N	T	A
<i>Rumex pulcher</i> L.	Polygonaceae	CARYOPHYLLALES	H	S	N	T	A
<i>Sagina apetala</i> Ard.	Caryophyllaceae	CARYOPHYLLALES	A	S	N	S	B
<i>Scorpiurus muricatus</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	S	N	S	E
<i>Scorpiurus vermiculatus</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	D	N	S	B
<i>Senecio vulgaris</i> L.	Asteraceae	ASTERALES	A	S	N	S	A
<i>Sherardia arvensis</i> L.	Rubiaceae	GENTIANALES	A	E	N	S	B
<i>Silene gallica</i> L.	Caryophyllaceae	CARYOPHYLLALES	A	S	N	S	B
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Asteraceae	ASTERALES	A	E	N	V	A
<i>Spergula arvensis</i> L.	Caryophyllaceae	CARYOPHYLLALES	A	S	N	S	B
<i>Spergularia purpurea</i> (Pers.) G.Don	Caryophyllaceae	CARYOPHYLLALES	A	S	N	S	B
<i>Stachys arvensis</i> (L.) L.	Lamiaceae	LAMIALES	A	E	N	S	B
<i>Stipa capensis</i> Thunb.	Poaceae	POALES	A	S	N	S	E
<i>Taeniatherum caput-medusae</i> (L.) Nevski	Poaceae	POALES	A	S	N	S	A
<i>Teesdalia nudicaulis</i> (L.) R.Br.	Brassicaceae	BRASSICALES	A	S	N	S	B
<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertn.	Asteraceae	ASTERALES	A	S	N	S	E

Taxon	Família	Ordem	Tipo Biológico	Forma de crescimento	Clonalidade	Altura	Estratégia de dispersão
<i>Trifolium angustifolium</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	V	E
<i>Trifolium arvense</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	E
<i>Trifolium campestre</i> Schreb.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	V	A
<i>Trifolium cernuum</i> Brot.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	V	B
<i>Trifolium cherleri</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	D	N	S	B
<i>Trifolium glomeratum</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	B
<i>Trifolium repens</i> L.	Fabaceae	FABALES	H	E	E	V	B
<i>Trifolium resupinatum</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	B
<i>Trifolium scabrum</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	D	N	S	B
<i>Trifolium stellatum</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	E
<i>Trifolium strictum</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	B
<i>Trifolium subterraneum</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	D	N	S	B
<i>Trifolium tomentosum</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	E	N	S	B
<i>Trisetaria panicea</i> (Lam.) Paunero	Poaceae	POALES	A	S	N	S	E
<i>Tuberaria guttata</i> (L.) Fourr.	Cistaceae	MALVALES	A	S	N	S	B
<i>Urospermum picroides</i> (L.) F.W.Schmidt	Asteraceae	ASTERALES	A	E	N	V	A
<i>Vicia benghalensis</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	C	N	S	B
<i>Vicia lutea</i> L.	Fabaceae	FABALES	A	C	N	S	B
<i>Vicia</i> sp.	Fabaceae	FABALES	A	C	N	S	B
<i>Vulpia ciliata</i> Dumort. subsp. <i>ciliata</i>	Poaceae	POALES	A	S	N	S	E
<i>Vulpia geniculata</i> (L.) Link	Poaceae	POALES	A	T	N	V	A
<i>Vulpia muralis</i> (Kunth) Nees	Poaceae	POALES	A	S	N	S	A
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C.Gmel.	Poaceae	POALES	A	S	N	S	A

6.2 ANEXO II - Gráficos suplementares

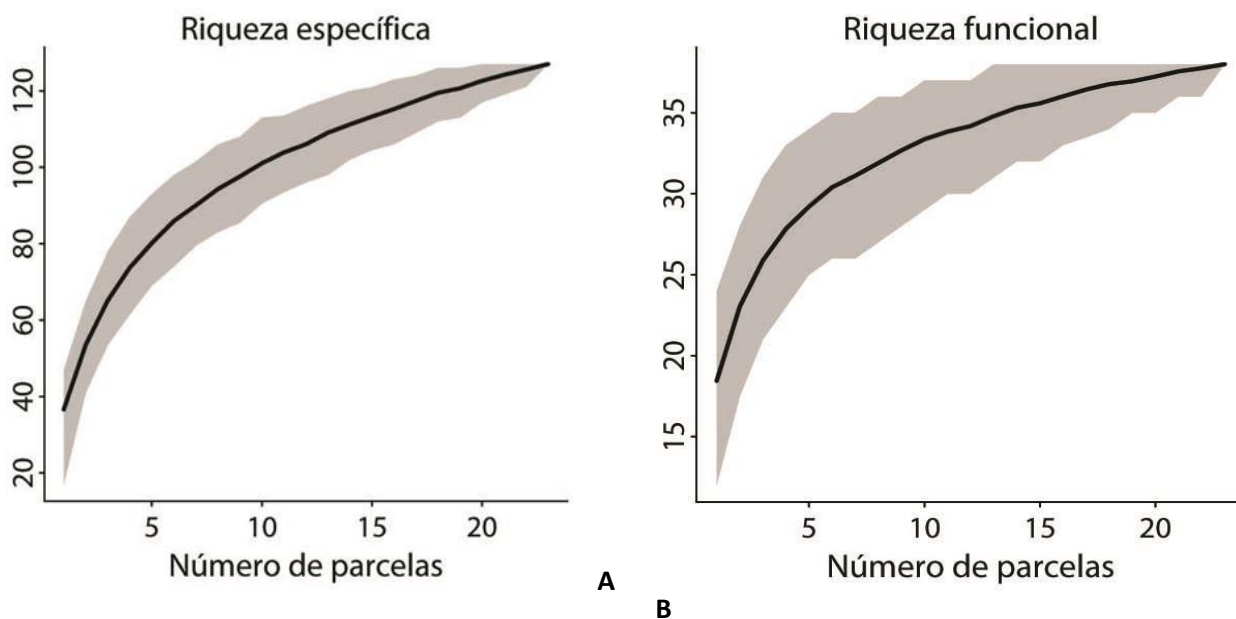


Figura S1 - A) Curva de acumulação de espécies resultado de 100x23 repetições; B) Curva de acumulação de riqueza funcional resultado de 100x23 repetições. Em cada repetição foram seleccionadas N parcelas aleatoriamente (eixo X) e contabilizado o total de espécies (A - eixo y) ou o número de combinações únicas de características funcionais (B - eixo Y). O valor médio corresponde à linha preta e o sombreado representa o intervalo que engloba 95% dos valores aleatorizados.